

N° d'ordre 470

THESES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

pour obtenir
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES
par

Théodore STUSSI

Attaché de Recherches au C. N. R.S.

Première thèse – THERMOGENÈSE DE L'ABEILLE ET SES RAPPORTS
AVEC LE NIVEAU THERMIQUE DE LA RUCHE.

Deuxième thèse – PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 19 Décembre 1967 devant la Commission d'Examen

M.M. J. CHANEL	Président
G. PÈRES	} Examinateurs
J. CHATONNET	
Ch. KAYSER	

THESES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

pour obtenir
LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES
par

Théodore STUSSI

Attaché de Recherches au C. N. R.S.

Première thèse – THERMOGENÈSE DE L'ABEILLE ET SES RAPPORTS
AVEC LE NIVEAU THERMIQUE DE LA RUCHE.

Deuxième thèse – PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 19 Décembre 1967 devant la Commission d'Examen

M.M. J. CHANEL

G. PÉRÈS

J. CHATONNET

Ch. KAYSER

Président

Examineurs

THÈSES

Présentées

À LA FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE LYON

Pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES

par

Monsieur STUSSI

né le 15 Mars 1907 à GENEVE

Présentée sous le patronage de M. le Recteur de l'Université de Lyon
Avec le niveau théorique de la Faculté
Ouvrage offert par la Faculté



Scanné par le Service de la Bibliothèque de l'Université de Lyon

MM. J. CHANDEL
G. LÉVES
J. CHATONNET
Dr. KAYSER
Examinateurs

U N I V E R S I T E D E L Y O N

FACULTE DES SCIENCES

Doyens honoraires

MM. LONGCHAMBON, MOUSSA, GAUTHIER Henri.

Professeurs honoraires

MM. de LARAMBERGUE, SOLLAUD, MOUSSA, JAFFARD, EYRAUD Henri, DEJARDIN, VIRET, DUFAY Jean, AUMERAS.

Doyen

M. BRACONNIER

Assesseurs

MM. L. DAVID, BOIDIN

Professeurs

MM. LONGCHAMBON	Minéralogie
PRETTRE	Chimie industrielle
COURTY	Chimie-Physique
KUHNER	Botanique
MALECOT	Mécanique rationnelle et appliquée
PARIS	Chimie minérale
JANIN	Physique générale
FLANDRIN	Géologie appliquée
BERNARD	Physique industrielle
NIGON	Zoologie expérimentale
GAUTHIER Henri	Géologie générale
WAUTIER	Zoologie
CHOPIN	Chimie biologique
CUEILLERON	Chimie
BRACONNIER	Calcul différentiel et intégral
EYRAUD Charles	Chimie-Physique appliquée
SARAZIN	Physique nucléaire
BOIDIN	Microbiologie et Mycologie
PERES	Physiologie
MESNARD	Electronique
GRANDMONTAGNE	Physique
BOUTILLIER	Minéralogie

MM. LAFOUCRIERE	Physique nucléaire théorique
DREUX	Chimie organique
TEICHNER	Chimie industrielle
PAVANS de CECCATTY	Zoologie
MERLIN	Chimie analytique
DUFAY Maurice	Physique de l'atmosphère
PHILBERT	Physique nucléaire
COHEN-ADAD	Chimie
DAVID Louis	Géologie générale
CHANEL	Psychophysiologie
MAURY	Méthodes mathématiques de la physique
DEPRAZ	Physique nucléaire
GAUTHIER Jean	Chimie
GAUME	Physique expérimentale
UZAN	Physique
LEGAY	Biologie animale
LAFORGUE	Physique
GERMAIN	Chimie
CHENEVOY	Géologie appliquée
BIGAY	Astronomie

Professeurs sans chaire

MM. FERON	Mathématiques
GINET	Zoologie
ASCH	Physique
MICHEL Pierre	Minéralogie
Mle MAITROT	Physique
MM. GEVIN	Géologie générale
POMASSE	Mathématiques
d'INCAN	Physique C.S.U.
LEFEBVRE	Mathématiques
PERNET	Mathématiques
CHERY	Physique
BERGEON	Physique C.S.U.
Mle GAUTHERON	Chimie biologique
MM. DESCOTES	Chimie organique
ERBEIA	Physique
Mme ERICSON	Physique générale
MM. LEMOIGNE	Botanique
MARTEL	Mécanique
MATHIEU	Mécanique des fluides
MICHEL Georges	Biochimie
PICARD Philippe	Mathématiques
LEBRETON	Biologie végétale
TOUSSET	Chimie propédeutique

Maîtres de Conférences

MM. DEMARCO	Géologie générale
DAVID Jean	Biologie animale
FEUVRAIS	Physique-Electricité
SCHMITT	Physique C.P.E.M.
LAURENT	Chimie organique
ROT	Mathématiques
BETHOUX	Mathématiques T.M.P.
GUSAKOW	Physique
Mle THOMAS	Chimie minérale
MM. BUCHWALTER	Mathématiques
BOUZON	Mathématiques C.S.U.
COSNIER	Psychophysiologie
Mle LANGUE	Biologie végétale
MM. PORTHAULT	Chimie C.S.U.
VALLET	Chimie macromoléculaire
HAUGAZEAU	Analyse numérique
ENAY	Géologie
BERTHET	Biologie végétale C.P.E.M.
BRUN	Biologie animale
DELMAU	Physique
EL BAZ	Physique-Electricité
FONTANGES	Physiologie
HUET	Chimie C.P.E.M.
REMOND	Mathématiques

Maître de Conférences adjoint

M. PIERRON	Chimie
------------	--------

Conseiller Administratif

M. BURNET

Secrétaire Principal honoraire

M. ROUX

A MA FEMME,

elle a su partager l'austérité de
ma vie de chercheur.

A MES PARENTS,

qui m'ont donné l'exemple de la
probité morale et intellectuelle.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR Ch. KAYSER,

qui m'a encouragé et conseillé dans les moments difficiles et a toujours respecté ma liberté.

A MONSIEUR LE PROFESSEUR Ch. MARX,

sa façon de penser la physiologie et de poser les problèmes ont laissé leur empreinte sur ce travail.

A MON AMI ET MAITRE Alfred HEUSNER,

qui a été à mes côtés l'exemple d'une vocation de chercheur pleinement assumée: il a inspiré ce travail et m'a permis de le mener à terme, tant par son affection que par son exigeante rigueur scientifique.

MONSIEUR LE PROFESSEUR J. CHANEL

a manifesté de l'intérêt pour ce travail.
Il me fait l'honneur d'accepter la présidence d
jury de thèse. Je lui exprime ma reconnaissance
respectueuse.

MESSIEURS LES PROFESSEURS G. PERES et J. CHATONNET

ont examiné ce travail et ont bien voulu
me faire bénéficier de leurs critiques. Je les
remercie d'avoir accepté de participer au jury
de cette thèse.

R E M E R C I E M E N T S

Je remercie particulièrement Madame M.L. HARMELIN dont la présence dévouée ne m'a jamais fait défaut. Elle m'a secondé avec intelligence dans les travaux expérimentaux et a assuré la plus grande partie du travail dactylographique. Son souci de la perfection m'a permis de lui remettre avec une entière confiance la responsabilité de ses tâches.

Je remercie aussi Mademoiselle E. WENDLING qui a eu la gentillesse de se charger elle aussi d'une partie de la dactylographie.

Je dois une grande reconnaissance à Monsieur N. ELKCUBY, étudiant en Médecine, qui a passé trois mois de ses vacances à faire des calculs et à tracer des figures. Son sérieux et son sens de la précision ont été les garanties de la qualité de son travail.

Je remercie également beaucoup Monsieur E. DREYFUS. Il a collaboré à la mise au point des circuits électroniques des appareils de mesure et a donné à nos nombreuses figures leur tracé définitif.

Enfin ma reconnaissance va à Monsieur R. RICHERT, qui a accompli une partie du travail photographique, à notre menuisier M. COURBE qui a construit la ruche expérimentale, à notre ajusteur E. FRIECS qui a réalisé nos enregistreurs et à Monsieur E. FRANK qui a bien voulu ronéotyper cette thèse.

Au cours de ces années laborieuses, j'ai été heureux de me sentir entouré par la présence humaine de tous ceux qui par leur labeur animent le laboratoire. Grâce à eux, j'ai échappé à l'isolement du chercheur au milieu de ses appareils.

SYMBOLES STATISTIQUES

- m : moyenne observée
- s : écart-type estimé
- s_m : erreur-type estimée
- N : nombre de valeurs
- D.L. : degré de liberté
- p : seuil de signification
- F : rapport de variances
- F_{EG} : rapport de la variance "entre groupes" à la variance résiduelle
- F_x : rapport de la variance due au facteur x à la variance résiduelle (dans le cas d'une analyse factorielle)
- k : nombre de groupes de valeurs dans l'analyse de variance
- t : symbole des valeurs de la distribution de t de STUDENT
- N.S. : différence statistiquement non significative
- F^{*} : différence statistiquement significative à p = 0,05
- F^{**} : différence statistiquement significative à p = 0,01
- Σ : somme de

Principaux ouvrages de statistique consultés:

DIXON et MASSEY (1957)

LISON (1958)

"L'homme sensé cherche en gémissant, il sait que ses raisonnements ne sont que probables, que d'autres considérations viendront les révoquer en doute; il ne sait jamais très bien où il va; il est "ouvert"; il peut passer pour hésitant. Mais il y a des gens qui sont attirés par la permanence de la pierre..., et ce qui les effraie ce n'est pas le contenu de la vérité, qu'ils ne soupçonnent même pas, mais la forme même du vrai, cet objet d'indéfinie approximation."

Jean-Paul SARTRE

Réflexions sur la Question Juive (p. 20)

I N T R O D U C T I O N

Depuis l'Antiquité, les abeilles, grâce à leur vie en société, ont attiré la curiosité et captivé l'attention des naturalistes. Les nombreuses observations et spéculations ont donné lieu à un nombre extrêmement élevé de publications ('). Malgré cela, la biologie des abeilles n'a pas perdu de son intérêt et beaucoup de questions restent encore sans réponse.

Pour la physiologie comparée, la thermorégulation de la ruche est un des aspects les plus intéressants de la vie en société des abeilles.

On sait depuis fort longtemps que la température dans une ruche est plus élevée que celle du milieu extérieur. Des recherches relativement récentes ont montré que ce n'est pas un simple gradient thermique qui s'établit du fait de la production de chaleur à l'intérieur de la ruche, mais qu'il s'agit bien d'une véritable régulation. Dès lors, le problème des mécanismes physiologiques mis en oeuvre se pose. En particulier, on comprend mal comment des insectes poïkilothermes peuvent lutter avec succès contre un refroidissement. On est donc amené à se demander si le "thermostat-ruche" contrôle effectivement la thermogenèse ou si son rôle ne consiste pas tout simplement à contrôler la déperdition de chaleur produite à l'intérieur de la ruche.

(') MATHIS (1947) (1) cite le nombre de 20.000.

Le "thermostat-ruche" en été et le "thermostat-grappe" en hiver sont des systèmes complexes dont le fonctionnement dépend en dernier ressort de l'action de chaque individu abeille. Nous étudierons les particularités du métabolisme énergétique de l'abeille et spécialement l'influence de la température extérieure.

Pour analyser le fonctionnement du "thermostat-ruche" en été, nous mesurons la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée ou en petits groupes de 2 et de 10 individus et pour analyser celui du "thermostat-grappe" en hiver, nous déterminons la consommation d'oxygène de l'abeille isolée d'hiver.

A partir des données expérimentales obtenues chez l'abeille isolée, nous essayerons de reconstituer le métabolisme énergétique d'une ruche théorique en été et en hiver. Nous comparerons alors les propriétés de la ruche théorique aux propriétés des ruches réelles, telles qu'elles sont décrites dans la littérature.

1. PREMIERE PARTIE: TECHNIQUES

L'étude dynamique des facteurs du métabolisme énergétique d'un animal exige l'emploi d'un appareil de mesure permettant de suivre quasi instantanément l'évolution de la consommation d'oxygène d'un animal. Il faut donc que:

- 1° la sensibilité de l'appareil soit adaptée au niveau de la dépense d'énergie;
- 2° le retard instrumental soit faible par rapport à la durée d'une mesure élémentaire; cette durée doit être de l'ordre de quelques minutes;
- 3° l'enregistrement soit automatique afin de pouvoir inscrire la consommation d'oxygène pendant de longues durées (plusieurs jours).

Ces conditions doivent être remplies pour obtenir une image fidèle et précise des variations de la dépense d'énergie dans le temps. Ce sont ces conditions qui nous ont dicté le choix de la méthode de mesure de la dépense d'énergie.

Des recherches préliminaires nous ont montré que le rapport du niveau diurne au niveau nocturne de la dépense énergétique des abeilles, évaluée à partir de la mesure de la consommation d'oxygène, peut atteindre 100 (HEUSNER et STUSSI, 1964) (2):

L'étude dynamique des facteurs du métabolisme énergétique de l'abeille exige donc en plus des conditions citées plus haut l'emploi d'une technique apte à mesurer des niveaux très différents de la dépense d'énergie.

Parmi les méthodes de mesure de la dépense énergétique qui ont été décrites (BRODY, 1945 (3); KLEIBER, 1961 (4); KAYSER, 1963 (5)), nous n'en avons trouvé aucune qui remplisse toutes les conditions requises pour mesurer avec précision la dépense d'énergie de l'abeille. Nous avons donc été amené à mettre au point des techniques nouvelles et cela pour les raisons que nous allons discuter.

1.1. ANALYSE CRITIQUE DES METHODES DE MESURE DE LA DEPENSE ENERGETIQUE.

1.1.1. Méthodes de calorimétrie directe.

Les techniques calorimétriques ne se prêtent pas facilement à la réalisation d'expériences de longue durée en raison de la difficulté de maintenir constantes les conditions expérimentales dans la cellule de mesure (en particulier la composition des gaz de la cellule).

De plus, la courbe de variation de la production de chaleur en fonction du temps est déformée par rapport à la réalité à cause des retards instrumentaux non négligeables de ces appareils.

1.1.2. Méthodes de thermochimie alimentaire.

Les méthodes de thermochimie alimentaire, de par leur principe même, ne peuvent être utilisées car elles ne fournissent aucun renseignement quant aux variations rapides de la dépense énergétique dans le temps.

1.1.3. Méthodes de thermochimie respiratoire.

1.1.3.1. Principes des méthodes de thermochimie respiratoire.

1.1.3.1.1. Généralités.

Dans une réaction d'oxydation d'une substance organique, la quantité de chaleur Q (Kcal) libérée d'une part, le volume de gaz carbonique dégagé V_{CO_2} (litres) d'autre part, sont liés au volume d'oxygène utilisé V_{O_2} (litres) respectivement par les relations (1) et (2)

$$(1) \quad Q = k_1 \cdot V_{O_2}$$

$$(2) \quad V_{CO_2} = k_2 \cdot V_{O_2}$$

Les valeurs de k_1 et k_2 sont caractéristiques de la nature chimique de la substance oxydée.

Comme en première approximation la dépense énergétique d'un organisme est égale à la quantité de chaleur produite par l'ensemble des oxydations cellulaires, on peut appliquer la relation (1) et calculer la dépense énergétique à condition de connaître k_1 , c'est-à-dire le coefficient thermique de l'oxygène exprimé en Kcal/litre d'oxygène.

Les valeurs de k_1 correspondantes aux nutriments oxydés dans l'organisme sont les suivantes (KAYSER, 1963)(6) :

Glucides	5,05
Lipides	4,73
Protides	4,64

1.1.3.1.2. Discussion.

1.1.3.1.2.1. Détermination de la valeur de k_1

Le choix de la valeur de k_1 qu'il convient d'utiliser pour le calcul de Q pose des difficultés car d'une manière générale, les trois nutriments sont oxydés en même temps dans l'organisme.

On remarque cependant que les trois valeurs de k_1 sont très voisines: en utilisant la valeur moyenne de k_1 (4,5 Kcal/litre d'oxygène), l'erreur maximum faite sur la mesure de la dépense énergétique n'est que de 4,1 pour 100.

En réalité, le plus souvent on peut estimer d'avance la valeur de k_1 en plaçant l'animal dans des conditions expérimentales définies:

a) si l'animal est placé à jeûn, il ne brûle pratiquement que des lipides (BRODY, 1945)(7) : dans ce cas, $k_1 = 4,73$ Kcal/litre d'oxygène.

b) si l'animal reçoit un régime où l'une des trois catégories de nutriments domine, on peut utiliser sans faire de graves erreurs la valeur de k_1 afférent à cette catégorie. Dans le cas de l'abeille, un régime purement glucidique convient très bien (miel, sucre); la valeur de k_1 est donc égale à 5,05 Kcal/litre d'oxygène.

Dans ces conditions, l'erreur faite sur la mesure de la dépense énergétique est nettement inférieure à 4,1 pour 100.

Il en résulte que la dépense énergétique d'un organisme peut être calculée avec une bonne précision à partir de la seule mesure du volume d'oxygène consommé.

La détermination exacte de k_1 par la méthode classique de la détermination du quotient respiratoire ne donnerait pas de meilleur résultat.

En effet, la détermination du quotient respiratoire repose sur la mesure simultanée de la consommation d'oxygène et du rejet du gaz carbonique. Nous n'avons trouvé aucune technique permettant de faire la mesure simultanée des volumes de ces deux gaz dans les conditions que nous avons posées au début de ce chapitre. Nous avons donc préféré utiliser des méthodes où seul le volume d'oxygène consommé est mesuré.

1.1.3.1.2.2. Problème de la dépense d'énergie non liée aux réactions d'oxydation.

La relation entre la consommation d'oxygène et la dépense énergétique suppose que toute l'énergie libérée provient de réactions chimiques d'oxydation (réactions en aérobiose). Ceci pose le problème de la dépense énergétique non liée aux oxydations cellulaires.

Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de données indiquant - ou permettant de calculer - la part relative du métabolisme en anaérobiose dans le métabolisme total de l'abeille. Par contre, on a étudié le métabolisme de nombreux insectes en les plaçant dans des atmosphères dépourvues d'oxygène (KEISTER et BUCK, 1964)(8) .

Il ressort de ces expériences qu'il est très difficile de déterminer la dépense énergétique des insectes placés dans de telles conditions. Cependant, on peut penser qu'elle est extrêmement réduite car les insectes sont absolument

inertes. Sous ce rapport, l'observation la plus frappante est celle de KRISTER et BUCK (1964) (9) qui montrent qu'en plaçant une pupa de *Galleria* en atmosphère d'azote, son développement est arrêté jusqu'au moment où elle est replacée en atmosphère contenant de l'oxygène: l'éclosion de la pupa est retardée d'une durée égale à celle du séjour en atmosphère d'azote.

1.1.3.1.2.2. Validité de la relation $Q = k_1 \cdot V_{O_2}$ dans le cas de l'abeille.

Nous avons éprouvé la validité de la relation (1):

$$(1) \quad Q = k_1 \cdot V_{O_2}$$

dans le cas de l'abeille, en comparant les valeurs du métabolisme énergétique obtenues par les trois types de méthodes (calorimétrie, thermochimie alimentaire, thermochimie respiratoire).

La comparaison ne peut se faire que si les abeilles dont on détermine le métabolisme énergétique sont placées dans les mêmes conditions expérimentales. Chaque auteur travaillant différemment, cette condition est difficilement remplie. Cependant, les comparaisons qu'il était possible de faire montrent que les résultats obtenus par les trois méthodes sont les mêmes (STUSSI, 1967b)(10) (cf. 2.3.4.3. et 2.5.4.2.2.3.).

Cette constatation justifie l'emploi des termes thermogénèse, dépense d'énergie, métabolisme énergétique, lorsque nous discuterons nos résultats obtenus à partir de la mesure de la consommation d'oxygène. De plus, comme il est dans notre intention d'examiner les problèmes énergétiques de la ruche et en particulier celui de la thermorégulation, nous avons préféré

utiliser le terme de thermogénèse dans le titre de ce travail plutôt que le terme de consommation d'oxygène.

1.1.3.1.3. Conclusions.

Il ressort de l'ensemble des considérations précédentes que l'étude des facteurs du métabolisme énergétique peut se ramener sans grande erreur à l'étude des facteurs de la consommation d'oxygène et que cette approximation est justifiée dans le cas particulier de l'abeille.

1.1.3.2. Techniques de mesure de la consommation d'oxygène.

1.1.3.2.1. Introduction.

Si l'on veut mesurer pendant de longues durées la consommation d'oxygène d'un animal, il faut "constamment ramener l'air de la chambre respiratoire à sa composition normale par le jeu même des appareils" (REGNAULT et REISET, 1949) (11) .

Cette exigence est remplie par de nombreuses techniques de mesure de la consommation d'oxygène. Parmi elles les techniques modernes de mesure automatique de la consommation d'oxygène en circuit fermé sont les mieux adaptées pour faire une étude dynamique des facteurs du métabolisme énergétique à cause de leur très faible retard instrumental. Elles sont toutes fondées sur les deux principes suivants:

1.1.3.2.2. Principes fondamentaux des techniques de mesure automatique de la consommation d'oxygène en circuit fermé.

1er Principe: Détection de la disparition du volume d'oxygène.

Le volume d'oxygène consommé par un animal placé dans une enceinte fermée est égal à la diminution du volume de gaz de cette enceinte à condition que le CO_2 rejeté par l'animal soit entièrement fixé et que toute autre variation de volume (température, pression barométrique, pression partielle de vapeur d'eau) soit supprimée au cours de la mesure.

Si on appelle V_1 le volume de gaz de l'enceinte au temps t_1 , V_2 le volume de gaz de l'enceinte au temps t_2 , le volume consommé par l'animal au cours de la durée $t_2 - t_1$ est égal à $V_1 - V_2$.

2ème Principe: Remplacement du volume d'oxygène disparu.

Si on introduit rapidement dans la chambre respiratoire au temps t_2 de l'oxygène pour ramener le volume de gaz de la chambre au volume V_1 , le volume d'oxygène introduit est égal à $V_1 - V_2$. Il est donc égal au volume d'oxygène consommé entre t_1 et t_2 .

1.1.3.2.3. Modalités d'application des circuits fermés à la mesure automatique de la consommation d'oxygène.

Le volume d'oxygène disparu est détecté soit volumétriquement, soit manométriquement. Il est remplacé par l'oxygène d'un réservoir qui peut être situé à l'extérieur (apport exogène) ou à l'intérieur (apport endogène) du circuit fermé:

dans ce dernier cas, l'oxygène est produit électrolytiquement et mesuré par coulométrie.

Le tableau I indique les différentes modalités d'application du circuit fermé à la mesure automatique de la consommation d'oxygène et les auteurs des diverses techniques. La colonne à droite indique les animaux dont la consommation d'oxygène est mesurable à l'aide de ces techniques.

1.1.3.2.4. Choix de la technique automatique pour mesurer la consommation d'oxygène de l'abeille.

1.1.3.2.4.1. Position du problème.

Aucune des techniques citées dans le tableau I ne permet de mesurer avec une précision égale ou sensiblement égale des consommations d'oxygène variant au cours d'une même expérience dans un rapport aussi élevé que dans le cas de l'abeille.

Par contre, elles peuvent évidemment être utilisées pour mesurer avec précision ou bien les valeurs de consommation d'oxygène les plus faibles ou bien les valeurs de consommation d'oxygène les plus élevées: dans le premier cas, on sacrifie la mesure des valeurs élevées, car elle est en dehors de la plage de mesure de l'appareil (HEUSNER et coll., 1964) (12); dans le deuxième cas, on sacrifie la mesure des valeurs les plus faibles car elles sont égales ou inférieures au seuil de détection de l'appareil. Ce cas est illustré par la figure 1 montrant un enregistrement original de la consommation d'oxygène d'un groupe de 10 abeilles, placé à 20°C, obtenu à l'aide de la technique spirométrique de HEUSNER (1955) (13), HEUSNER et MARX (1962) (14) HEUSNER (1963) (15). Les valeurs les plus faibles (au cours des

heures nocturnes) ne sont pas mesurables.

Pour pouvoir mesurer au cours d'une même expérience tous les niveaux de la consommation d'oxygène de l'animal, il faut disposer de deux échelles de mesure, l'une adaptée à la mesure des valeurs les plus faibles, l'autre adaptée à la mesure des valeurs les plus élevées.

Il y a deux solutions:

1° la première solution, la plus simple, consiste à choisir un appareil dont la plage de mesure renferme toutes les valeurs de la consommation d'oxygène et à utiliser deux sensibilités différentes, l'une adaptée à la mesure des valeurs les plus faibles, l'autre à la mesure des valeurs les plus élevées.

2° la deuxième solution, à envisager dans le cas où la première n'est pas réalisable, nécessite l'association de deux appareils dont les plages de mesure sont différentes et adaptées à la mesure des valeurs extrêmes de la consommation d'oxygène.

Le changement d'échelle de mesure au cours de l'expérience est facilement réalisable dans le cas de la première solution, car il suffit de changer de sensibilité. La deuxième solution pose le problème du choix des techniques susceptibles d'être associées sans obstacle fondamental.

1.1.3.3.4.2. Solutions adoptées.

1.1.3.3.4.2.1. Cas de l'abeille isolée.

Dans le cas de l'abeille, on peut appliquer la première solution pour mesurer la consommation d'oxygène d'une abeille

ou de deux abeilles.

Nous avons estimé que la technique que nous avons décrite (HEUSNER, STUCHI et DREYFUS, 1965) (16) se prêtait le plus facilement à la résolution de notre problème en raison de ses qualités: simplicité de fonctionnement, maniement facile, justesse, sensibilité, fidélité, robustesse.

1.1.3.3.4.2.2. Cas de groupes d'abeilles.

Pour mesurer la consommation d'oxygène de groupes d'abeilles plus importants, cette technique n'est plus applicable, car si les valeurs les plus faibles (de l'ordre du $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}$) sont dans la plage de mesure de cet appareil de mesure, les valeurs les plus élevées (de l'ordre de plusieurs dizaines de $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}$) dépassent largement la limite supérieure de cette plage (au maximum $20.000 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$).

La coulométrie a cependant été appliquée à la mesure de consommations d'oxygène supérieures à $20.000 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ (WERTHESSEN, 1937 (17); CAPRARO, 1953 (18); MOYAT, 1957 (19); HAYWARD et coll., 1963 (20)).

Théoriquement, il serait donc possible d'appliquer la coulométrie à la mesure de la consommation d'oxygène de groupes d'abeilles. Il y aurait trois possibilités:

- reculer la limite supérieure de notre appareil (HEUSNER et coll., 1965)(21).
- reculer la limite inférieure des appareils de WERTHESSEN (1937)(22), CAPRARO (1953)(23) et de MOYAT (1957)(24).
- combiner les deux appareils.

1° la première possibilité exige l'emploi de courants d'électrolyse élevés (un à plusieurs ampères) (HAYWARD et coll., 1963)(25), ce qui présente les inconvénients suivants:

a) la production de chaleur liée à l'effet Joule nécessiterait un refroidissement de la cellule (WERTHESSEN, 1937)(26)

b) le risque de production d'ozone et de peroxydes est augmenté (cf. 1.4.2.1.).

c) la réserve d'oxygène de la cellule s'épuise rapidement et limite la durée de l'expérience.

2° la deuxième possibilité exigerait l'emploi d'un détecteur beaucoup plus sensible que celui décrit par WERTHESSEN (1937)(27), CAPRARO (1953)(28) et MOYAT (1957)(29) (cf. 1.2.1. 2.2.). Il faudrait utiliser un détecteur à thermistance (HEUSNER et coll., 1965) (30).

3° la troisième possibilité exigerait l'utilisation de deux principes de détection différents.

Aucune de ces possibilités ne s'est avérée satisfaisante. Nous avons donc été conduit à rechercher deux appareils dont les plages de mesure se complètent et dont le détecteur est commun. Ces conditions sont réalisables en associant en un appareil coulo-spirométrique à la fois notre appareil coulo-métrique (HEUSNER et coll., 1965)(31) et l'appareil spirométrique décrit par HEUSNER (1963)(32).

1.2. ETUDE DES APPAREILS COULOMÉTRIQUE ET SPIROMÉTRIQUE.

Pour expliquer le fonctionnement des appareils mis au point, nous allons rappeler les principes et le fonctionnement des appareils coulométrique et spirométrique en précisant les perfectionnements que nous y avons apportés.

1.2.1. Appareil coulométrique.

1.2.1.1. Principes.

1.2.1.1.1. Détection du volume d'oxygène disparu.

Le volume d'oxygène disparu est détecté à l'aide d'un manomètre différentiel qui communique d'un côté avec la chambre respiratoire, de l'autre, avec un thermobaromètre; ce dernier soustrait l'ensemble du système à l'influence de la pression barométrique.

La position d'équilibre du liquide manométrique est détectée à l'aide d'une électrode placée dans l'axe de symétrie de la branche du manomètre qui communique avec la chambre respiratoire (Fig. 2).

Le manomètre différentiel a été décrit par BARCROFT (1908)(33); WETZEL (1927) (34) et KRÜGER (1935)(35) l'utilisent également. On trouve un principe analogue dans le respiromètre de THUNBERG (1905) (36), repris et modifié par WINTERSTEIN (1907) (37), WIDMARK (1911) (38), FENN (1927, 1928) (39) et DURYEE (1936) (40): dans ces respiromètres, le manomètre en U est remplacé par un capillaire horizontal contenant une goutte de liquide.

1.2.1.1.2. Remplacement et mesure du volume d'oxygène disparu.

Le volume d'oxygène disparu est remplacé par de l'oxygène produit électrolytiquement. Le volume d'oxygène produit qui ramène le liquide manométrique à la position d'équilibre est directement proportionnel à la quantité d'électricité utilisée.

La loi de Faraday relie la quantité de substance libérée par électrolyse à une électrode à la quantité d'électricité mise en jeu par l'équation (3):

$$(3) \quad m = \frac{A}{Z \cdot F} \cdot q$$

où A = poids atomique (atome gramme)

Z = valence

F = 96.486 coulombs

q = quantité d'électricité (coulombs)

m = gramme

(cf. POTTER, 1961)(41).

Le volume d'oxygène dégagé à l'anode par électrolyse est égal à:

$$(4) \quad V_{O_2} = \frac{V_M}{4 F} \cdot q$$

où V_M est le volume moléculaire. Si V_{O_2} est exprimé en ml,
 $V_M = 22.400 \text{ ml}$.

1.2.1.2. Modalités d'application du principe coulométrique.

Ce principe coulométrique a été utilisé par de nombreux auteurs selon des modalités très variées. Quelle que soit la modalité utilisée, la mesure de la consommation d'oxygène

revient à la mesure de la quantité d'électricité q mise en jeu pour produire le volume d'oxygène de remplacement.

La mesure de q est faite à partir de la mesure soit d'une grandeur non électrique, soit d'une grandeur électrique.

1.2.1.2.1. Mesure non électrique de q .

La mesure de q est effectuée à l'aide d'un coulomètre. Diverses modalités sont possibles:

1° Le coulomètre est inséré en série avec le générateur d'oxygène.

a) Coulomètre à cuivre.

ULRICH (1940)(42) pèse la quantité de cuivre déposée à la cathode d'un coulomètre à cuivre pendant l'électrolyse. La quantité de cuivre étant connue, on en déduit la quantité d'électricité q par la loi de Faraday (relation (3)). On calcule le volume d'oxygène produit par la relation (4).

b) Coulomètre à gaz.

L'électrolyse d'un acide ou d'une base forte produit un dégagement d'oxygène et d'hydrogène: à un volume d'oxygène libéré correspond le dégagement de deux volumes d'hydrogène.

BENNET-CLARK (1932) (43) mesure le volume total d'oxygène et d'hydrogène libéré par électrolyse d'une solution de soude caustique: ce volume est égal au triple du volume d'oxygène produit dans la chambre respiratoire.

2° Le générateur d'oxygène est lui-même un coulomètre à gaz.

Dans ce cas, on mesure le volume d'hydrogène libéré au cours de l'électrolyse à la cathode du générateur d'oxygène.

FERNANDES (1923) (44) et DE BOER (1929) (45) utilisent de la soude caustique NaOH; SWANEY et PASSEY (1953) (46) utilisent de l'acide sulfurique. Le volume d'oxygène produit dans la chambre respiratoire est égal à la moitié du volume d'hydrogène recueilli à la cathode.

1.2.1.2.2. Mesure électrique de q.

La quantité d'électricité q peut être exprimée selon les deux relations suivantes:

$$(5) \quad q = i \cdot t$$

où i est l'intensité du courant et t la durée de passage du courant

$$(6) \quad q = C \cdot V$$

où V est la tension appliquée à un condensateur de capacité C .

La mesure électrique de q peut être faite selon diverses modalités:

1° Mesure de l'intensité et de la durée du courant électrique traversant la cellule à électrolyse;

a) En maintenant i et t constants, le volume d'oxygène V_{O_2} consommé pendant une durée t est remplacé par un volume égal d'oxygène électrolytique délivré sous la forme d'unités de volume d'oxygène v . Si v est très petit vis-à-vis de V_{O_2} , on peut écrire

$$(7) \quad V_{O_2} = n \cdot v$$

où n est égal au nombre d'unités de volume v délivré pendant la durée t .

La précision de la mesure est d'autant plus grande que n est grand, car l'erreur relative de la mesure est égale à

$$(8) \quad \frac{v}{V_{O_2}} = \frac{1}{n}$$

WAGER et PORTER (1961) (47) d'une part, MAC FADYEN (1961) (48) et FOURCHE (1964) (49) de l'autre, ont utilisé ce procédé. Nous avons également appliqué la coulométrie sous cette forme (HEUSNER et coll., 1965) (50).

b) En maintenant i constant, la détermination de la consommation d'oxygène se ramène à une mesure de t .

HEUSNER et RUHLAND (1959) (51) ont introduit ce procédé. Il a été développé par la suite (HEUSNER et STUSSI, 1964 (52); HEUSNER et coll., 1965 (53). HAYWARD et coll. (1963) (54) l'utilisent également.

2° Mesure de l'intensité du courant.

La relation (4) peut s'écrire:

$$(9) \quad \frac{V_{O_2}}{t} = \frac{V_M}{4F} \cdot i$$

Si l'on dispose d'un transducteur parfait qui rende instantanément le volume d'oxygène produit égal au volume d'oxygène consommé, on peut écrire:

$$(10) \quad \dot{V}_{O_2} = \frac{V_M}{4F} \cdot i$$

Dans ces conditions, la consommation d'oxygène est directement proportionnelle à l'intensité du courant d'électrolyse (WERTHESSEN, 1937 (55); CAPRARO, 1953 (56); MOYAT, 1957 (57)).

Pour détecter le niveau du liquide manométrique, ces auteurs utilisent une électrode plate, triangulaire, dont la résistance change suivant le niveau du liquide. Les variations de résistance adaptent directement l'intensité du courant d'électrolyse à l'intensité respiratoire. Ce système présente toutefois une assez grande inertie d'où résulte un retard instrumental.

3° Mesure de la décharge d'un condensateur.

On contrôle la décharge d'un condensateur dans la cellule à électrolyse (HEUSNER, 1964 (58); HEUSNER, 1967 (59)). Comme il est difficile de mesurer la décharge complète du condensateur, on mesure la décharge entre la tension de charge maximum V_0 et une tension inférieure déterminée V_1 . La quantité d'électricité traversant la cellule à électrolyse est égale à

$$(11) \quad q = C (V_0 - V_1)$$

La décharge de C entre V_0 et V_1 entraîne la production d'un volume-unité d'oxygène. La mesure de la consommation d'oxygène se ramène au comptage du nombre de volumes-unités produits.

Parmi les diverses manières de mesurer q les procédés électriques présentent l'avantage de pouvoir être rendus automatiques. Du point de vue historique, il est d'ailleurs intéressant de noter qu'on a commencé par déterminer q à partir de la mesure d'un volume, alors qu'à l'heure actuelle où les moyens de mesurer des grandeurs électriques sont devenus extrêmement précis, on détermine un volume à partir de la mesure de grandeurs électriques.

La méthode de détermination de la consommation d'oxygène à partir de la mesure de la durée de passage du courant d'électrolyse se prête particulièrement bien à l'enregistrement de la

consommation d'oxygène des abeilles ('). Comme la consommation d'oxygène nocturne à 15°C est voisine du seuil de détection de l'appareil que nous avons décrit (HEUSNER et coll., 1965) (60), il fallait l'abaisser, donc augmenter la sensibilité de l'appareil.

En effet, dans cet appareil, la précision de la mesure du volume d'oxygène dépend:

- 1° de la finesse de la détection du volume d'oxygène consommé,
- 2° de l'intensité du courant d'électrolyse (cf. relation (5)).

Etant donné que la détection manométrique est le facteur limitant, la diminution de l'intensité du courant d'électrolyse n'a de sens que si la détection est suffisamment fine.

1.2.1.3. Description de l'appareil coulométrique.

1.2.1.3.1. Détection du volume d'oxygène disparu.

1.2.1.3.1.1. Théorie de la détection.

Considérons un manomètre en U de forme dissymétrique dont les branches communiquent respectivement avec deux volumes de gaz V_r et V_t à la même pression. Si un volume V_r disparaît

(') La méthode par comptage de volumes unités telle que nous l'avons décrite (HEUSNER et coll., 1965) (61) ne permet plus de mesurer avec une bonne précision le niveau le plus bas de la consommation d'oxygène des abeilles. Cependant, nos récentes recherches nous permettent de penser que ce type de méthode pourra également être adapté à la mesure de niveaux très différents de consommation d'oxygène.

de l'enceinte V_r , le liquide manométrique monte d'une hauteur h_r par rapport à sa position d'équilibre initiale dans la branche du manomètre qui communique avec la chambre respiratoire.

Un calcul analogue à celui effectué par DIXON (1943) (62) et UMBREIT et coll. (1964) (63) montre que (HEUSNER et coll., 1965 (64); HEUSNER, 1967 (65)):

$$(12) \quad \Delta V_r = h_r \left[V_r \left(1 + \frac{S_r}{S_t} \right) + S_r \left(1 + \frac{V_r}{V_t} \right) (P - e) \right] \frac{1}{P_0} \cdot \frac{273}{T}$$

soit

$$(13) \quad \Delta V_r = h_r \cdot k_3$$

où V_r = volume gazeux de la chambre respiratoire (μl)

V_t = volume gazeux du thermobaromètre (μl)

S_r = section de la branche du manomètre qui communique avec la chambre respiratoire (mm^2)

S_t = section de la branche du manomètre qui communique avec le thermobaromètre (mm^2)

P = pression atmosphérique ($\text{mm H}_2\text{O}$)

e = pression partielle de vapeur d'eau ($\text{mm H}_2\text{O}$)

$P_0 = \sim 10.000 \text{ mm H}_2\text{O}$

T = température absolue ($^\circ\text{K}$)

ρ = densité du liquide manométrique.

A température et pression constantes, la détection de la variation de volume ΔV_r est d'autant plus fine que k est petit, c'est-à-dire

1° que S_r est plus petit que S_t à V_r et V_t constants;

2° que V_r est plus petit que V_t à S_r et S_t constants;

3° que ρ est petit.

Pour augmenter la finesse de détection, il faut donc:

1° rendre le manomètre dissymétrique. En effet, dans le cas d'un manomètre symétrique en forme de U dans lequel les sections S_r et S_t sont égales, la relation (12) devient:

$$(14) \quad \Delta V'_r = h_r \left[2 V_r \rho + S_r \left(1 + \frac{V_r}{V_t} \right) (P - e) \right] \frac{1}{P_o} \cdot \frac{273}{T}$$

Pour une dénivellation h_r donnée, V_r et V_t étant constants, le rapport $\frac{\Delta V_r}{\Delta V'_r}$ est inférieur à 1 si $S_r < S_t$. La sensibilité d'un manomètre dissymétrique étant plus grande, nous avons abandonné l'utilisation de manomètres symétriques (HEUSNER et STUSSI 1964 (66); HEUSNER et coll., 1965 (67)).

2° diminuer V_r . Le volume V_r contient la cage où est logé l'animal. Celle-ci doit offrir un espace largement suffisant pour permettre à l'animal de se déplacer sans contrainte. On ne peut donc pas diminuer V_r en dessous d'une limite déterminée par le matériel biologique.

La description exacte des chambres respiratoires est faite au chapitre des conditions expérimentales (cf. 1.6.3.1.).

3° augmenter V_t . Pour que le thernobaromètre compense les effets des variations therniques résiduelles des volumes de gaz situés de part et d'autre du manomètre, il faut que celles-ci soient synchrones. On a donc intérêt à ne pas trop accuser la dissymétrie des deux enceintes V_r et V_t .

La relation (12) ne tient pas compte de l'influence de la surface de la pointe de l'électrode de platine Pt_1 qui détecte le niveau d'équilibre du liquide manométrique (BENNET-CLARK, 1932) (68).

En effet, la figure 3 montre qu'au moment de la rupture du contact entre l'électrode Pt_1 et le liquide manométrique, ce dernier reste collé à l'électrode Pt_1 . Pour rompre ce contact, il faut un déplacement h_r de la colonne de liquide tel que le poids du filet de liquide qui reste accroché à l'électrode Pt_1 soit supérieur à la force qui le retient à l'électrode. Au déplacement h_r correspond une diminution du volume de gaz de la chambre égal^o à ΔV_{r_0} qui est le plus petit volume mesurable.

En diminuant le diamètre D de la pointe de l'électrode Pt_1 , on diminue la force f due à l'effet de la tension superficielle A

$$(15) \quad f = A \cdot \pi \cdot D$$

qui retient le liquide manométrique au contact de l'électrode Pt_1 : la quantité de liquide manométrique qui reste accrochée à la pointe de l'électrode Pt_1 devient plus petite, ce qui entraîne une diminution de h_r .

On arrive à diminuer la surface de la pointe de l'électrode Pt_1 par affinage électrolytique selon la méthode de WOLBARSH et coll. (1960) (69). Après traitement, la pointe de l'électrode Pt_1 atteint un diamètre de l'ordre du micron.

1.2.1.3.1.2. Description du manomètre et du thermobaromètre.

La figure 2 montre le dispositif manométrique que nous utilisons: il comporte deux branches de diamètres différents.

La branche située du côté de la chambre respiratoire est munie à son extrémité d'un tube dont le diamètre intérieur est de 2 mm et en son milieu d'un évasement qui empêche le liquide manométrique de pénétrer dans la chambre respiratoire

lorsque la consommation d'oxygène est élevée. La partie tronconique qui relie le tube de 2 mm à l'évasement facilite le glissement du liquide manométrique le long de la paroi interne du manomètre. Celle-ci est siliconée pour réduire les effets de la tension superficielle. Un fil de platine, soudé dans la paroi de verre, pénètre à l'intérieur de la branche et s'y recourbe de manière à le placer dans l'axe de symétrie du tube: il constitue l'électrode de platine Pt_1 .

La branche située du côté du thermobaromètre est constituée par le thermobaromètre lui-même. Sa section S_c est pratiquement égale à celle du vase formant le thermobaromètre.

Le bouchon en caoutchouc qui ferme le thermobaromètre sert à maintenir la branche fine du manomètre; en plus, il est traversé par les deux fils de connexion des électrodes de platine Pt_1 et Pt_2 et par la tubulure d'un robinet. Celui-ci est fermé pendant les mesures, soustrayant ainsi le volume de gaz du thermobaromètre à l'influence des variations de la pression barométrique.

Le liquide manométrique est placé au fond du thermobaromètre. Un fil de platine plonge dans ce liquide, constituant l'électrode de platine Pt_2 .

Comme le contact entre l'électrode Pt_1 et le liquide manométrique constitue, par l'intermédiaire de l'électrode Pt_2 , un interrupteur dans un circuit électrique (cf. contact C_1 dans 1.2.1.3.1.4.), il ne faut pas que l'ouverture et la fermeture de ce contact altère la pointe de l'électrode Pt_1 à la suite des variations brutales de tension à l'électrode Pt_1 . En utilisant une solution d'acide sulfurique environ N/100, la pointe de l'électrode Pt_1 n'est pas attaquée, alors que si on utilise comme liquide manométrique une solution de chlorure de sodium

à 1 pour 1.000 (HEUSNER et coll., 1965) (70), elle s'émousse rapidement.

1.2.1.2.1.3. Constante et limite de détection du respiromètre.

Le tableau II indique pour les volumes V_r , V_t , et les sections S_r et S_t des branches du manomètre la constante k_3 .

Les valeurs de k_3 sont calculées pour une température de 25°C et pour une pression atmosphérique de 745 mm Hg et pour $h_r = 1$ mm.

Ces résultats signifient qu'un déplacement de 1 mm du liquide manométrique dans la branche située du côté de la chambre respiratoire est dû à la disparition de 3,4 μ l, de 5,6 μ l et de 6,8 μ l d'oxygène dans la chambre respiratoire des trois respiromètres respectifs.

La limite de détection est plus faible que la valeur de k car la rupture du contact entre l'électrode et le liquide manométrique nécessite un déplacement inférieur à 1 mm. Nous n'avons pas pu l'enregistrer car elle est inférieure à la valeur la plus faible susceptible d'être enregistrée. Nous l'avons estimée à 1 μ l pour $V_r = 50$ ml et $V_t = 250$ ml à l'aide de l'appareil décrit au paragraphe 1.4.2.2.1.1.

1.2.1.3.1.4. Circuit électronique de la détection.

Le changement de la forme du manomètre a nécessité une adaptation du circuit électronique de la détection que nous avons décrit (HEUSNER et coll., 1965) (71).

Ce circuit (Fig. 4) comporte le relais A et une résistance ohmique R_1 insérée dans l'anode d'un thyatron à cathode froide, alimenté en 110 V alternatif.

Le contact C_1 , situé au niveau du manomètre, est fermé lorsque le liquide manométrique établit le contact entre les électrodes Pt_1 et Pt_2 .

Lorsque le contact C_1 est ouvert, la grille excitatrice n'est pas polarisée et le thyatron ne conduit pas. Quand il est fermé, la tension de la grille excitatrice tend vers celle de l'anode: le thyatron devient conducteur et le relais A est excité. La résistance R_2 limite le courant traversant le liquide manométrique: il est de 40 μA et ne traverse le liquide manométrique qu'au moment où le thyatron conduit.

1.2.1.3.2. Remplacement du volume d'oxygène disparu.

La production d'oxygène nécessite

- une cellule à électrolyse
- une source de courant continu stabilisée pour alimenter la cellule.

1.2.1.3.2.1. La cellule à électrolyse.

La cellule à électrolyse est constituée par un ballon de 250 ml de capacité dont le col est muni d'un bouchon en caoutchouc. Ce dernier est traversé par les deux électrodes, l'une en cuivre (-), l'autre en platine (+) et par un tube coudé par l'intermédiaire duquel la cellule communique avec la chambre respiratoire (Fig. 20).

Le ballon contient une solution de sulfate de cuivre (SO_4Cu) dont la saturation est maintenue indépendante de la température par un excès de cristaux de SO_4Cu . On ajoute quelques grammes d'oxyde de cuivre (CuO) et quelques milligrammes de sulfate ferreux (SO_4Fe) (cf. 1.4.2.1.).

1.2.1.3.2.2. La source de courant continu stabilisé.

La figure 5 représente le schéma du circuit de stabilisation de l'intensité du courant traversant la cellule à électrolyse. Le circuit est alimenté en 24 V continu stabilisé.

La cellule à électrolyse, une résistance r de précision étalonnée et un ampèremètre s sont insérés dans le circuit collecteur du transistor T_1 ; ce dernier, polarisé par le pont de résistance R_7 et R_8 , stabilise l'intensité du courant d'électrolyse. La résistance RV , insérée dans le circuit émetteur de T_1 , permet en réglant la polarisation de fixer l'intensité du courant à la valeur désirée. Un voltmètre potentiométrique, étalonné, branché aux bornes de r , permet de déterminer avec précision l'intensité du courant d'électrolyse. L'ampèremètre sert d'instrument de contrôle.

Le contact A_1 court-circuite la cellule à électrolyse et l'ampèremètre entre les périodes de production d'oxygène: il commande le début et la fin de la production d'oxygène et permet de maintenir constant l'état thermique de T_1 pendant toute l'expérience et ainsi de rendre l'intensité du courant d'électrolyse indépendante du temps.

1.2.1.3.3. Mesure automatique du volume d'oxygène disparu.

La mesure automatique du volume d'oxygène disparu nécessite un circuit électronique approprié commandant le début et la fin de la production d'oxygène et un enregistreur de temps mesurant la durée de passage du courant d'électrolyse.

1° Le circuit de commande.

Le début et la fin de la production d'oxygène et la mesure de la durée de cette production sont sous le contrôle du

circuit électronique de la détection par l'intermédiaire du relais A (cf. 1.2.1.3.1.4. et fig. 6).

2° L'enregistreur de temps.

L'enregistreur de temps comprend un moteur synchrone à double stator pouvant tourner dans les deux sens. Ce moteur entraîne, par l'intermédiaire d'une tige filetée, un petit chariot muni d'une plume inscriptrice. Un sens de rotation (Moteur d'enregistrement ME) est utilisé pour la mesure de la durée de passage du courant d'électrolyse, l'autre (moteur de rappel MR) pour ramener la plume inscriptrice à sa position initiale après la mesure. A cette position, une butée montée sur le chariot ouvre le circuit d'alimentation du moteur MR (contact C_4 , fig. 6).

1.2.1.4. Fonctionnement de l'appareil coulométrique.

La figure 6 illustre le fonctionnement de l'appareil coulométrique et indique la position des contacts entre les mesures.

Le contact C_1 est ouvert lorsque le liquide manométrique est en équilibre (fig. 2). Le contact C_2 , en série avec C_1 , est constitué par un minirupteur actionné par une came qui est entraînée par un moteur synchrone dont la vitesse est de un tour en 6 minutes (M 6').

La diminution du volume d'oxygène dans la chambre respiratoire fait monter le liquide manométrique qui établit le contact C_1 . Au bout de 6 minutes, le contact C_2 se ferme. Le contact C_1 étant déjà fermé, la fermeture de C_2 excite le relais A qui:

1° commande le début de la production d'oxygène par l'ouverture du contact A_1 (cf. 1.2.1.3.2.2.).

2° met en marche le moteur d'enregistrement ME par la fermeture du contact A'_2 .

3° met l'arrêt de la production d'oxygène sous la dépendance exclusive du manomètre (C_1) par l'ouverture du contact A_2 qui coupe l'alimentation du moteur M 6', ce qui entraîne le maintien en position fermée de C_2 .

La production d'oxygène ramène le liquide manométrique vers sa position d'équilibre et le contact C_1 se rompt. Le relais A cesse d'être excité, ce qui commande la fin de la production d'oxygène (fermeture de A_1) et la mise en marche du moteur 6' et du moteur de rappel (fermeture de A_2).

L'interrupteur C_3 permet de déclencher manuellement la production d'oxygène.

1.2.1.5. Calcul du volume d'oxygène consommé.

La production d'oxygène n'étant pas instantanée, il faut tenir compte du fait que l'animal consomme également de l'oxygène pendant la durée d_n de la production: le volume d'oxygène produit remplace le volume d'oxygène consommé entre deux instants, t_1 et t_2 où le liquide manométrique retrouve sa position d'équilibre. Ces instants étant marqués par l'arrêt de la production d'oxygène, nous avons montré (HEUSNER et coll., 1965) (72) que pour obtenir un enregistrement graphique fidèle de l'évolution de la consommation d'oxygène dans le temps, il faut maintenir constant l'intervalle de temps

$$(16) \quad (t_2 - t_1) - d_n = T$$

séparant la fin de l'électrolyse du début de la suivante. Si l'oxygène est produit pendant la durée d_n , la durée réelle de la mesure est $T + d_n$ et

$$(17) \quad \dot{V}_{O_2} = \frac{k_4 \cdot d_n}{T + d_n}$$

Si d_n est très petit par rapport à T , la relation entre la consommation d'oxygène et d_n est pratiquement linéaire.

1.2.2. Appareil spirométrique.

1.2.2.1. Principe.

Un spiromètre qui communique avec la chambre respiratoire mesure le volume d'oxygène disparu. Entre les mesures, le spiromètre est à nouveau rempli. Pendant cette opération, il ne communique pas avec la chambre respiratoire (HEUSNER et coll., 1967) (73).

HILL (1959) (74) utilise les mêmes principes; MORRISON (1947) (75) également, mais ne supprime pas la communication entre le spiromètre et la chambre respiratoire au moment de l'introduction de l'oxygène de remplacement.

1.2.2.2. Description des éléments de l'appareil.

Comme le gaz carbonique est fixé dans la chambre respiratoire elle-même, la ventilation de la chambre respiratoire est inutile et l'appareil se trouve simplifié par rapport à celui décrit par HEUSNER (1963) (76) et HEUSNER et MARX (1962) (77). Les différents éléments du montage ayant été décrits dans les

détails (HEUSNER, 1963) (78), nous limiterons la description aux parties qu'il faut connaître pour expliquer le fonctionnement de l'appareil coulo-spirométrique.

1° Le spiromètre est constitué par une cloche cylindrique en métal, interchangeable. Elle est suspendue à l'un des bras du fléau d'une balance de précision. Son contre-poids, fixé à l'autre bras du fléau, est constitué par un disque en métal qui plonge dans un liquide, ce qui amortit les mouvements du spiromètre (Fig. 7). Une aiguille mobile M, solidaire du fléau de la balance, comporte deux petits disques d'argent qui font contact, selon la position de l'aiguille, avec deux butées A et B qui limitent de part et d'autre la course de l'aiguille. Les contacts MA et MB servent à détecter les deux positions limites du spiromètre: lorsque le contact MA est établi, le spiromètre est rempli, le contact MB étant établi, le spiromètre est vidé à son maximum.

2° Le réservoir d'oxygène qui fournit l'oxygène au spiromètre est constitué par un sac en plastique rempli d'oxygène, saturé en vapeur d'eau, à une pression supérieure de quelques millimètres d'eau par rapport à la pression atmosphérique.

3° Une vanne à trois voies permet de placer le spiromètre soit en communication avec la chambre respiratoire (vanne au repos), soit avec le réservoir d'oxygène (vanne au travail).

1.2.2.3. Mesure automatique du volume d'oxygène disparu.

La mesure automatique du volume d'oxygène disparu nécessite un circuit électronique qui commande le fonctionnement de la vanne et l'enregistrement des mouvements de la cloche du spiromètre.

1° Le circuit de commande de la vanne est constitué par un multivibrateur bistable à transistors (Fig. 8).

La commande de la vanne se fait par l'intermédiaire du relais E (Fig. 8). Ce dernier est excité au moment où MB se ferme et remis au repos au moment où MA se ferme.

2° L'enregistrement des mouvements de la cloche du spiromètre se fait directement sur un cylindre enfumé (le bras du fléau portant le contre-poids est muni à son extrémité d'une tige rigide à laquelle est accroché un stylet inscrivant sur un cylindre enfumé) et indirectement à l'aide d'un potentiomètre liquide (Fig. 7 à droite).

1.2.2.4. Fonctionnement.

La figure 7 représente l'assemblage des différents éléments du montage.

La disparition d'oxygène dans la chambre respiratoire provoque le déplacement de l'aiguille M vers la butée B. Le contact MB s'établit et provoque l'alimentation de la vanne V: le spiromètre se remplit, ce qui entraîne le déplacement de l'aiguille M vers la butée A. Le contact MA s'établit: le spiromètre rempli est remis en communication avec la chambre respiratoire.

Le volume d'oxygène introduit dans l'enceinte fermée est égal au volume d'oxygène disparu.

1.3. ETUDE DES APPAREILS PERMETTANT LA MESURE DE CONSOMMATIONS D'OXYGENE DE NIVEAUX TRES DIFFERENTS.

Le principe coulométrique présente la particularité suivante: on remplace le volume d'oxygène consommé par un volume égal d'oxygène produit qui, lui, est mesuré. La mesure de la consommation d'oxygène se fait donc par compensation.

Pour augmenter la précision de la mesure, il faut diminuer la vitesse de production, mais il faut que cette dernière soit toujours supérieure à la consommation d'oxygène sinon la mesure est impossible.

Pour conserver la même précision pour des mesures de consommation d'oxygène de niveaux très différents, on décompose la mesure en deux temps: on utilise d'abord la vitesse de production la plus faible (premier temps de mesure). Si au bout d'un intervalle de temps $t_1 \text{ max}$ imposé le volume d'oxygène produit n'a pas remplacé le volume d'oxygène consommé, la vitesse de remplacement de l'oxygène est augmentée (deuxième temps de mesure).

Le changement de vitesse de remplacement se fait automatiquement au bout de la durée $t_1 \text{ max}$.

1.3.1. Appareil coulométrique à deux sensibilités.

1.3.1.1. Principe.

Au cours du premier temps de mesure, l'oxygène est produit avec un courant de faible intensité (20 mA) et au cours du deuxième temps avec un courant de forte intensité (150 mA).

1.3.1.2. Dispositif électronique commandant le changement de sensibilité.

Le changement d'intensité du courant d'électrolyse est commandé par le relais P (Fig. 9) qui est fermé après une durée $t_{1 \max}$ déterminée par un circuit électronique de délai.

1.3.1.2.1. Le circuit électronique de délai.

La figure 9 schématise le circuit de délai. Il est analogue à celui que nous avons déjà décrit (HEUSNER et coll., 1965) (79).

Entre les mesures, une polarisation négative V_g portée sur la grille bloque la lampe EF 98 (contact A_3 fermé) et charge le condensateur C_3 . Le transistor T_2 n'est pas polarisé et le relais P ne conduit pas.

Le début de la production d'oxygène est marqué par l'excitation du relais A (cf. 1.2.1.4.) qui:

1° déconnecte la grille de la polarisation négative (ouverture de A_3).

2° permet au condensateur C_3 de se décharger dans la résistance R_3 (fermeture de A'_3).

Au bout du délai $t_{1 \max}$, déterminé en première approximation par les valeurs de R_3 et de C_3 , la tension grille atteint la tension d'anorçage du tube EF 98: ce dernier polarise le transistor T_2 qui alimente le relais P. A la fin de la mesure (fin du deuxième temps), le contact A_3 se ferme et remet le circuit de délai dans sa position initiale.

1.3.1.2.2. Le circuit d'électrolyse.

Le circuit d'électrolyse (Fig. 10) comprend deux circuits de stabilisation de courant, identiques à celui décrit au paragraphe 1.2.1.3.2.2.; l'un des deux (le circuit I qui comporte le transistor T_I , le pont de polarisation R_{15}/R_{16} et la résistance variable RV_I) stabilise le courant d'électrolyse au cours du premier temps de mesure; l'autre (le circuit II qui comporte le transistor T_{II} , le pont de polarisation R_{17}/R_{18} et la résistance variable RV_{II}) stabilise le courant d'électrolyse au cours du deuxième temps de mesure.

Entre les mesures, l'état thermique des transistors est maintenu constant par l'intermédiaire des contacts A_1 et P_4 qui sont fermés (cf. 1.2.1.3.2.2.).

La cellule à électrolyse comporte deux électrodes de platine Pt_I et Pt_{II} , et une électrode de cuivre commune. L'utilisation de deux électrodes différentes adaptées à chacune des deux sensibilités est nécessaire pour les raisons développées dans l'étude critique de la méthode (cf. 1.4.2.2.4.). Les shunts s_I et s_{II} permettent de contrôler l'intensité du courant sur deux sensibilités différentes de l'ampèremètre.

Le changement de l'intensité du courant est commandé au bout de la durée $t_{1 \max}$, par l'intermédiaire des contacts P_1 , P_2 , P_3 et P_4 du relais P (cf. 1.3.1.2.1.).

La figure 10 indique la position des contacts entre les mesures (relais A et P non excités).

Au début de la mesure, le contact A_1 du relais A s'ouvre. Le courant d'électrolyse est stabilisé par le circuit de stabilisation I et traverse le shunt s_I ; l'oxygène est libéré à l'anode Pt_I . Après la durée $t_{1 \max}$, les contacts P_2 et P_4

s'ouvrent et les contacts P_1 et P_3 se ferment: le courant est stabilisé par le circuit de stabilisation II et traverse le shunt s_{II} : l'oxygène est libéré à l'anode Pt_{II} .

A la fin de la mesure, le circuit d'électrolyse retrouve son état initial par la fermeture des contacts A_1 , P_2 et P_4 et par l'ouverture du contact P_3 .

Les valeurs de RV_I et RV_{II} sont choisies de telle sorte que l'intensité du courant d'électrolyse soit faible au cours du premier temps et forte au cours du second.

1.3.1.3. Fonctionnement.

La fermeture du contact C_2 (cf. 1.2.1.4.) excite le relais A qui commande:

- 1° le début de la production d'oxygène (ouverture de A_1)
- 2° la mise en marche du circuit de délai (fermeture du contact A'_3)
- 3° la mise en marche du moteur d'enregistrement III et l'arrêt du moteur 6' (fermeture de A'_2).

Pendant le premier temps, la vitesse de production d'oxygène est faible. Si après la durée $t_{1 \max}$ le volume d'oxygène produit n'a pas remplacé le volume d'oxygène disparu, la vitesse de production est augmentée et l'oxygène produit au cours du deuxième temps ramène le liquide manométrique en équilibre; à ce moment le contact C_1 s'ouvre, ce qui commande:

- 1° la fin du deuxième temps de mesure (fermeture de A_1),
- 2° la remise à l'état initial du circuit de délai (fermeture de A_3),

3° la mise en marche du moteur de rappel MR et du moteur
6' (fermeture de A_2).

1.3.1.4. Suppression temporaire de la détection après la mesure.

1.3.1.4.1. Position du problème.

Le minirupteur C_2 se ferme à l'instant où la came atteint une position déterminée Z_1 . La came doit tourner d'un angle α pour atteindre une nouvelle position déterminée Z_2 : à cet instant C_2 s'ouvre à nouveau. Il faut 12 secondes à la came pour passer de la position Z_1 à la position Z_2 si la vitesse de rotation de la came est de 360 secondes.

La came, immobile pendant la production d'oxygène, est mise en marche dès que C_1 s'ouvre. Le contact C_2 reste donc encore fermé pendant 12 secondes après la fin de la mesure.

Si C_1 se ferme pendant cet intervalle de temps Δt_1 , le cycle des opérations décrit au paragraphe précédent recommence.

Ceci se produit toujours quand la consommation d'oxygène est élevée à cause de la très grande sensibilité du manomètre (cf. 1.2.1.2.1.3.). La vitesse de production étant trop faible pour provoquer immédiatement l'ouverture de C_1 , il faudra attendre le deuxième temps pour que cette opération se produise.

Il faut supprimer toute éventualité de ce genre car elle risque d'entraîner de graves erreurs dans la mesure de la durée t de passage du courant d'électrolyse: en effet, le papier de l'enregistreur de temps se déroule à une vitesse trop réduite pour pouvoir distinguer les différents va et vient de la plume enregistreuse dans des laps de temps aussi courts (quelques dizaines de secondes).

Pour éliminer cette cause d'erreur, il faut soustraire le circuit de détection à l'influence du nanonètre pendant une durée Δt_2 supérieure à Δt_1 , comptée à partir de l'ouverture de C_1 . Le système de sécurité qui assure cette fonction est le suivant.

1.3.1.4.2. Fonctionnement du système de sécurité.

Le système de sécurité est constitué par un circuit de délai analogue à celui décrit au paragraphe 1.3.1.2.1.; il est sous le contrôle des contacts A_4 et A'_4 commandés par le relais A. Le contact D_1 du relais D est en série avec les contacts C_1 et C_2 .

Le fonctionnement du système de sécurité est représenté dans la figure 11 où les contacts sont figurés dans leur position entre les mesures.

Entre les mesures, le contact A_4 est établi: la lampe EF 98 conduit, le relais D est excité et le contact D_1 fermé. Au début de la production d'oxygène, le contact A_4 s'ouvre et le contact A'_4 se ferme. Le condensateur Ca_4 se charge à la tension V_g .

A la fin de la production d'oxygène, le contact A_4 se ferme. La grille de la lampe EF 98 est portée à la tension V_g . La lampe ne conduit plus, le relais D n'est plus excité et le contact D_1 s'ouvre et reste ouvert jusqu'à ce que la tension du condensateur Ca_4 qui se décharge dans R_4 atteigne la tension de déblocage de la lampe EF 98.

La durée Δt_2 du délai est choisie de telle sorte qu'elle soit supérieure à la durée Δt_1 . L'ouverture de D_1 soustrait ainsi le circuit de détection à l'influence du nanonètre pendant la durée Δt_2 .

1.3.1.5. Calcul de la consommation d'oxygène.

Si la durée t_1 du premier temps de mesure est inférieure à $t_{1 \text{ max}}$, on a la relation:

$$(18) \quad \dot{V}_{O_2} = \frac{k_1 \cdot t_1}{T + t_1} \quad (\text{cf. 1.2.1.5.})$$

où k_1 est la constante correspondant à la vitesse de production d'oxygène au cours du premier temps.

Si l'utilisation des deux temps de mesure est nécessaire, alors $t_1 = t_{1 \text{ max}}$ et la durée du deuxième temps est égale à t_2 .

L'enregistreur de la durée de l'électrolyse (cf. 1.2.1.3.3.) ne différencie pas les deux temps de mesure, car la vitesse de déroulement du papier enregistreur est trop lente: on mesure la durée totale t de production d'oxygène, où

$$(19) \quad t = t_{1 \text{ max}} + t_2$$

Dans ce cas, la consommation d'oxygène est égale à

$$(20) \quad \dot{V}_{O_2} = \frac{K_1 \cdot t_{1 \text{ max}}}{T + t_{1 \text{ max}}} + \frac{K_2 \cdot t_2}{T + t_2}$$

où K_2 est la constante correspondant à la vitesse de production d'oxygène au cours du deuxième temps. Comme le volume d'oxygène produit au cours de la durée $t_{1 \text{ max}}$ est constant d'une mesure à l'autre, on peut écrire la relation (20) de la manière suivante:

$$(21) \quad \dot{V}_{O_2} = k_5 + \frac{K_2 \cdot t_2}{T + t_2}$$

1.3.1.6. Enregistrement de la consommation d'oxygène d'une abeille isolée.

La figure 12 montre un enregistrement original de la consommation d'oxygène d'une abeille isolée, placée à 15°C, dans des conditions d'obscurité constante (DD) (').

Les mesures commencent le 6.6.66 à 12 heures et se poursuivent sans interruption jusqu'au 9.6.66 à 9 heures. La durée $T = 360$ secondes. On reconnaît en ordonnées les deux échelles de mesure de la consommation d'oxygène: elles sont séparées par un trait en pointillé.

L'échelle du bas mesure les consommations d'oxygène de l'abeille inférieure à $281 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$; elle correspond au premier temps de mesure où la vitesse de production d'oxygène est faible ($1,12 \mu\text{l}\cdot\text{sec}^{-1}$) ($t_{1 \text{ max}} = 27$ secondes).

L'échelle du haut mesure les consommations d'oxygène de l'abeille supérieure à $281 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$; elle correspond au deuxième temps de mesure où la vitesse de production d'oxygène est élevée ($8,40 \mu\text{l}\cdot\text{sec}^{-1}$).

Les consommations d'oxygène de l'abeille supérieures à $281 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ ne s'observent que pendant les heures diurnes: elles reflètent le rythme nycthéméral de la dépense d'énergie. L'amplitude de l'oscillation est très grande au cours du premier nycthémère: cette abeille consomme en moyenne $5.796 \mu\text{l}$ d'oxygène par heure pendant les cinq premières heures de l'expérience (de 12⁰⁰ à 17⁰⁰ le 6.6.66) et seulement $78,8 \mu\text{l}$ d'oxygène par heure au cours de la nuit (entre 18³⁰ le 6.6.66 et 7³⁰ le 7.6.66). Le rapport entre ces deux valeurs est de 73.

(') DD = Dark-Dark, selon la notation proposée par ASCHOFF et coll. (1965) (80).

Au cours des jours suivants, l'abeille dépense de moins en moins souvent la consommation d'oxygène de $231 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$. L'oscillation nycthémérale s'estompe (cf. 2.3.4.1.).

1.3.2. Appareil coulo-spirométrique.

1.3.2.1. Principe.

Au cours du premier temps, le volume d'oxygène consommé est remplacé par de l'oxygène électrolytique; au cours du deuxième temps, la chambre respiratoire est mise en communication avec un spiromètre.

1.3.2.2. Assemblage des différents éléments de l'appareil.

La figure 13 schématise les différents éléments du montage. Il comporte deux parties:

- la première (en bas) comporte les éléments du système coulométrique: la cellule à électrolyse, la chambre respiratoire, le manomètre et le thermobaromètre .

- la deuxième (en haut) comporte les éléments du système spirométrique, à l'exception de la chambre respiratoire.

Les vannes V_1 , V_2 et V_3 sont des vannes à une voie.

La vanne V_1 est placée entre la chambre respiratoire et le spiromètre. La vanne V_2 est placée entre le thermobaromètre et l'air atmosphérique. La vanne V_3 est placée entre le réservoir d'oxygène et le spiromètre.

Elles sont fermées entre les mesures et pendant le premier temps de mesure.

1.3.2.3. Description et fonctionnement de l'appareil.

Au cours du premier temps de mesure, l'appareil coulometrique fonctionne exactement de la même manière que l'appareil coulométrique décrit au paragraphe 1.2.1.3. Il est muni en plus du système de sécurité décrit au paragraphe 1.3.1.4.2.

Au cours du deuxième temps, l'appareil fonctionne de la même manière que l'appareil spirométrique décrit au paragraphe 1.2.2.

La mesure spirométrique exige:

- que le système coulométrique soit mis hors service
- que l'équilibre des pressions de part et d'autre du manomètre soit rétabli.

En effet, dans le système coulométrique, les pressions des volumes de gaz de la chambre respiratoire et du thermobaromètre sont soustraites aux variations de la pression atmosphérique; par contre, le volume d'oxygène contenu dans le spiromètre se trouve toujours à la pression atmosphérique. Il faut donc ouvrir le thermobaromètre à l'atmosphère pendant la mesure spirométrique.

Plusieurs commandes automatiques assurent:

- 1° le changement de système de mesure,
- 2° le rétablissement des deux systèmes à l'état initial après la mesure.

1.3.2.3.1. Changement du système de mesure.

Le passage du système coulométrique au système spirométrique est sous le contrôle du relais B (Fig. 14) dont l'excitation est commandée par la fermeture du contact C_5 .

Le contact C_5 est constitué par un minirupteur; ce dernier est actionné au bout de l'intervalle de temps $t_{1\max}$ par une butée solidaire du chariot de l'enregistreur.

Le relais B, alimenté en 110 volts alternatifs par l'intermédiaire de résistance chutrice R_5 et d'une diode, comporte dans son circuit d'alimentation deux interrupteurs en série: le minirupteur C_5 et le contact A_5 commandé par le relais A ('') (cf. 1.2.1.3.1.4.). Le contact A_5 est fermé quand le relais A est excité, donc au moment où C_5 se ferme.

L'excitation du relais B commande (Fig. 14):

1° l'arrêt de la production d'oxygène par la fermeture du contact B_1 placé en parallèle avec A_1 qui est à ce moment ouvert (cf. 1.2.1.4.);

2° l'arrêt du moteur d'enregistrement ME par l'ouverture du contact B_2 placé en série avec A_2 qui est à ce moment fermé (cf. 1.2.1.4.).

Ces deux opérations placent le système coulométrique en position d'attente.

3° la mise en service du système spirométrique par le contact B_3 qui ferme les circuits d'alimentation des vannes V_1 et V_2 .

L'ouverture de V_1 met la chambre respiratoire en communication avec le spiromètre et l'ouverture de V_2 met le thermobaromètre en communication avec l'air atmosphérique.

Le rétablissement de l'équilibre des pressions de part et d'autre du manomètre entraîne le déplacement de la cloche

(') Le relais A ne peut commander que 4 circuits: pour en disposer davantage, il suffit de placer en série avec le relais A un deuxième relais identique à la place de R_1 du circuit de détection.

du spiromètre vers le bas (cf. 1.2.2.4.). La cloche cesse de se déplacer quand le liquide manométrique est à nouveau en équilibre.

Un capillaire de 12 cm limite (Fig. 13) le débit de gaz qui s'écoule du spiromètre vers la chambre respiratoire, ce qui régularise le mouvement de la cloche.

Le volume d'oxygène mesuré est égal au volume d'oxygène consommé qui n'a pas pu être remplacé au cours du premier temps. Il est enregistré de la manière décrite plus haut (cf. 1.2.2.3.).

1.3.2.3.2. Remise de l'appareil à son état initial.

L'appareil est remis dans son état initial à la suite de l'ouverture de C_1 qui commande l'arrêt de l'excitation du relais A, ce qui entraîne aussitôt la remise au repos du relais B.

1.3.2.3.2.1. Remise à l'état initial du système coulométrique.

La mise au repos quasi simultanée des relais A et B entraîne :

1° la remise à l'état de repos du circuit d'électrolyse (fermeture de A_1 , cf. 1.2.1.4.)

2° la remise en marche du moteur de rappel et du moteur 6' (fermeture de A_2 , cf. 1.2.1.4. et de B_2 , cf. 1.3.2.3.1.)

3° la suppression temporaire de l'influence du manomètre sur le circuit de la détection (fermeture de A_4 qui entraîne l'ouverture de D_1 , cf. 1.3.1.4.2.).

1.3.2.3.2.2. Remise à l'état initial du système spirométrique.

Les vannes V_1 et V_2 se ferment au moment où le relais B se met au repos (ouverture de B_3 , cf. 1.3.2.3.1.). Il reste à re-

charger le spiromètre. Cette opération est réalisée par le fonctionnement de la vanne V_3 .

1.3.2.3.2.2.1. Commande de la vanne V_3

Le circuit d'alimentation de la vanne V_3 comporte l'interrupteur E_1 qui est commandé par le relais E. Ce dernier est inséré dans un multivibrateur bistable à transistors (cf. 1.2.2.3.) dont les deux entrées sont constituées par les contacts F_1 et MA (Fig. 15). La vanne V_3 s'ouvre au moment où s'établit le contact F_1 , commandé par l'excitation du relais F, et se ferme au moment où s'établit le contact MA de la balance de précision (cf. 1.2.2.2.).

L'excitation du relais F est commandée par le relais A par l'intermédiaire des contacts A_6 et A'_6 .

1.3.2.3.2.2.2. Remplissage du spiromètre.

La figure 15 illustre la position des contacts du circuit de commande de la vanne V_3 aux différents moments du cycle des opérations.

Entre les mesures (relais A au repos), le contact A_6 est établi: le condensateur Ca_6 est connecté sur le relais F. Au début du premier temps de mesure le contact A'_6 se ferme plaçant le condensateur à la tension e. Au cours du deuxième temps de mesure, le contact MA s'ouvre car le spiromètre se vide (cf. 1.2.2.4.). A la fin du deuxième temps, le contact A_6 s'établit (relais A mis au repos) permettant au condensateur Ca_6 de se décharger dans le relais F; ce dernier est excité pendant une durée suffisante pour permettre au contact F_1 de s'établir et de commander l'ouverture de la vanne V_3 .

Le spiromètre se remplit, ce qui provoque un déplacement de l'aiguille mobile M qui atteint la butée A (cf. 1.2.2.4.): à ce moment, la vanne V_3 se referme.

Le volume d'oxygène introduit dans le spiromètre est égal au volume d'oxygène consommé qui n'a pas pu être remplacé par l'oxygène électrolytique.

1.3.2.4. Calcul du volume d'oxygène consommé.

Le volume d'oxygène remplacé dans la chambre respiratoire est égal à:

$$(22) \quad V_{O_2 t} = V_{O_2 c} + V_{O_2 s}$$

où $V_{O_2 c}$ est égal au volume d'oxygène mesuré par coulométrie et $V_{O_2 s}$ au volume d'oxygène mesuré par spirométrie. Ce dernier doit être ramené aux conditions de 0°C et de 760 mm Hg.

Si $V_{O_2 s}$ est égal à zéro,

$$(23) \quad V_{O_2 t} = V_{O_2 c} = \frac{Kt_1}{T + t_1}$$

où t_1 est la durée du premier temps de mesure et T l'intervalle de temps séparant la fin de la nième mesure du début de la mesure suivante, et K la constante correspondant à la vitesse de production d'oxygène utilisée.

1.3.2.5. Enregistrement de la consommation d'oxygène d'un groupe d'abeilles.

La figure 16 montre un enregistrement original de la consom-

mation d'oxygène d'un groupe de 10 abeilles placé à 15°C dans des conditions d'obscurité constante (DD).

Les mesures commencent le 22.8.66 à 12⁰⁰ et se poursuivent sans interruption jusqu'au 24.8.66 à 9⁰⁰. La durée T est de 450 secondes.

L'échelle des ordonnées est séparée en deux parties.

L'échelle du bas mesure les consommations d'oxygène inférieures à 15,48 ml·h⁻¹. Elle correspond au premier temps de mesure (coulométrie). L'échelle du haut mesure les consommations d'oxygène supérieures à 15,48 ml·h⁻¹. Elle correspond au deuxième temps de mesure (spirométrie).

La consommation d'oxygène du groupe d'abeilles présente un rythme nycthéral: elle est supérieure à 15,48 ml par heure pendant les heures diurnes, et inférieure à cette valeur pendant les heures nocturnes.

Ce groupe d'abeilles consomme 60,74 ml d'oxygène par heure pendant les 6 premières heures d'expérience (de 12⁰⁰ à 18⁰⁰ le 22.8.66). Il consomme 6,48 ml d'oxygène par heure au cours de la première nuit entre 0⁰⁰ et 6⁰⁰ le 23.8.66, et seulement 1,88 ml d'oxygène par heure au cours de la deuxième nuit entre 20⁰⁰ le 23.8.66 et 2⁰⁰ le 24.8.66. Le rapport entre les deux moyennes extrêmes est de 32.

1.4. ETUDE CRITIQUE DE L'APPAREIL COULOMETRIQUE A DEUX SENSIBILITES.

Pour que la mesure coulométrique de la consommation d'oxygène soit juste, il faut qu'à chaque mesure les quatre propositions suivantes soient simultanément vérifiées:

1° le volume d'oxygène consommé V_{O_2} doit être égal à la variation de volume détectée V_D , soit

$$(24) \quad V_{O_2} = V_D$$

2° la variation de volume détectée V_D doit être égale au volume de gaz libéré par l'électrolyse V_L , soit

$$(25) \quad V_D = V_L$$

3° le volume de gaz V_L libéré par électrolyse doit être égal au volume d'oxygène V_P produit par électrolyse, soit

$$(26) \quad V_L = V_P$$

4° le volume d'oxygène produit par électrolyse doit être égal au volume d'oxygène V_C calculé par la loi de FARADAY, soit

$$(27) \quad V_P = V_C$$

Dans ces conditions, le volume d'oxygène V_{O_2} consommé est effectivement égal au volume d'oxygène V_C calculé par la loi de FARADAY.

Les quatre propositions peuvent ne pas être vérifiées en raison d'erreurs dont nous allons examiner les causes et déterminer l'importance.

Nous allons successivement étudier les sources d'erreurs liées au principe gazonétrique (première proposition), puis celles qui sont liées au principe coulométrique (2e, 3e et 4e propositions).

1.4.1. Sources d'erreur de la détection gazonétrique.

1.4.1.1. Température.

La cellule à électrolyse, la chambre respiratoire et l'ensemble formé par le manomètre et le thermobaromètre sont placés dans une enceinte thermostatée réglée à $+1/100$ de degré C. Ces variations de températures résiduelles sont lentes et compensées par le thermobaromètre (HEUSLER et coll., 1965) (11). Elles ont une influence négligeable sur la mesure du volume d'oxygène par coulométrie.

1.4.1.2. Pression atmosphérique.

Le thermobaromètre élimine les effets de variation de la pression atmosphérique pendant les mesures.

1.4.1.3. Electrolyse du liquide manométrique.

Pendant la mesure, le liquide manométrique est aussi traversé par un courant alternatif de $40 \mu\text{A}$ (cf. 1.2.1.3.1.4.) qui l'électrolyse: à chacune des électrodes de platine se dégage de l'oxygène et de l'hydrogène dont le volume total V est égal à:

$$(28) \quad \frac{3 V_N}{4 F} \cdot i \cdot t$$

Si $t = 1$ seconde, ce volume est de $0,007 \mu\text{l}$.

L'augmentation de volume des deux enceintes V_r et V_t ne modifie pas la différence de pression de part et d'autre du manomètre si $V_r = V_t$. C'est pratiquement le cas pour les respiromètres utilisés dans l'étude de groupes d'abeilles (2 et 10 abeilles). Par contre, dans le respiromètre pour abeille isolée, le rapport de V_r à V_t est de 1 à 5: la variation de pression causée par l'électrolyse du liquide manométrique est plus grande dans l'enceinte V_r que dans l'enceinte V_t : le liquide manométrique se déplace vers le thermobaromètre. La variation de volume qui en résulte dans l'enceinte V_r est approximativement égale au $4/5$ du volume de gaz produit par électrolyse, c'est-à-dire à $0,0056 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$.

Tout se passe comme si la solution de CuSO_4 était traversée par un courant de $\frac{4}{5} \cdot 40 \cdot 3 \mu\text{A}$. Quel que soit le niveau de l'intensité du courant d'électrolyse, celui-ci est systématiquement sousestimé d'environ $100 \mu\text{A}$: cette sousestimation est de 0,5 pour 100 si $i = 20 \text{ mA}$ et de 0,07 pour 100 si $i = 150 \text{ mA}$.

1.4.1.4. Variation de la $p\text{O}_2$ dans la chambre respiratoire.

La consommation d'oxygène de l'animal entraîne une diminution de la $p\text{O}_2$ (') de la chambre respiratoire du fait que le volume d'oxygène consommé n'est pas remplacé instantanément par l'oxygène électrolytique. La diminution de $p\text{O}_2$ est d'autant plus grande que la consommation d'oxygène est élevée et que l'intervalle de temps T entre la fin de la nième mesure et le début de la suivante est grand. Dans un cas limite, si $V_r = 50 \text{ ml}$ et $\dot{V}_{\text{O}_2} = 6.000 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$, une atmosphère contenant

(') Pression partielle d'oxygène

initialement 21 pour 100 d'oxygène n'en contient plus que 19 pour 100 après une durée $T = 360$ sec. Ce phénomène ne se produit pas si l'animal se trouve dans une atmosphère d'oxygène pur.

L'effet physiologique d'une telle variation de pO_2 sur la consommation d'oxygène de l'abeille est négligeable. De même, on peut négliger la quantité d'oxygène libérée par la solution de $CuSO_4$ par le mécanisme de la loi de HENRY car cette variation de pO_2 n'est pas instantanément transmise au niveau de la cellule à électrolyse.

1.4.1.5. Oxydation de l'électrode de cuivre.

En présence d'air humide, le cuivre s'oxyde, de même sous l'influence de l'acide dilué. Cette réaction augmente avec la température. L'électrode de cuivre peut fixer l'oxygène aussi bien de la phase gazeuse que de la phase liquide de la cellule. Pour éviter l'oxydation du cuivre de la phase gazeuse, on utilise du cuivre recouvert de vernis. Pour limiter l'oxydation du cuivre dans la phase liquide, on diminue la surface de l'électrode de cuivre, tout en tenant compte de la limite imposée par la densité du courant cathodique (cf. 1.4.2.1.).

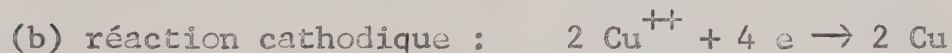
1.4.1.6. Fidélité de la rupture du contact Pt_1 - Pt_2

Avec une chambre respiratoire V_r de 50 ml, la rupture du contact entre l'électrode de platine et le liquide manométrique est reproductible au microlitre près. Cette estimation a été faite à l'aide de l'appareil décrit au paragraphe 1.4.2.2.1.

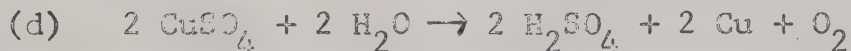
1.4.2. Sources d'erreur de la mesure coulométrique.

1.4.2.1. Position du problème.

L'égalité entre le volume d'oxygène calculé V_C à l'aide de la loi de FARADAY, et le volume gazeux V_M effectivement recueilli par électrolyse n'est réalisée que si toute la quantité d'électricité mise en oeuvre à l'anode est utilisée pour produire de l'oxygène. Dans le cas d'une solution de sulfate de cuivre, d'une anode en platine et d'une cathode en cuivre, les réactions suivantes se produisent (cf. FOTTER, 1961) (82).



La réaction chimique globale qui traduit ces réactions s'écrit:



La relation (d) montre que la concentration d'acide sulfurique augmente dans la solution de CuSO_4 . On peut limiter cette augmentation en ajoutant à la solution de sulfate de cuivre quelques grammes d'oxyde cuivrique CuO (WERTHESSSEN, 1937) (83). L'oxyde cuivrique réagit avec l'acide sulfurique en donnant de l'eau et du sulfate de cuivre qui est ainsi régénéré.



En pratique des phénomènes secondaires peuvent se produire et fausser la relation entre le volume d'oxygène que l'on calcule et celui qui est effectivement libéré à l'anode (cf. POTTER, 1961) (84). Dans le cas de l'électrolyse du sulfate de cuivre, on peut distinguer les phénomènes secondaires suivants:

1° Réactions d'oxydation anodiques.

L'oxygène atomique adsorbé à l'anode, au lieu de se combiner pour donner de l'oxygène moléculaire, peut être utilisé dans des réactions d'oxydation diverses de sorte que le volume d'oxygène dégagé est plus faible que celui prévu par la loi de FARADAY. Ces réactions sont généralement plus importantes à basse température et peuvent donner naissance à de l'ozone, des persulfates, de l'acide persulfurique, du peroxyde d'hydrogène. Parmi ces produits secondaires, l'ozone mérite une attention particulière.

D'après JOSIEN et SOURISSEAU (1960) (85) déjà "en 1801 CRUIKSCHANK décéla en électrolysant des solutions aqueuses d'acide sulfurique une formation d'ozone à l'anode. Depuis, le même phénomène a été observé dans l'électrolyse de nombreuses solutions". KOHLRAUSCH (1935) (86) signale l'ozone comme source d'erreur dans les coulomètres à gaz. De plus, ce gaz est très toxique (SOLLMANN, 1948) (87).

Il faut donc, soit supprimer la formation même de l'ozone au cours de l'électrolyse, soit le détruire avant qu'il n'atteigne la chambre respiratoire.

La formation d'ozone a surtout été étudiée dans le cas de l'électrolyse de l'acide sulfurique (FISCHER et MASSENEZ, 1907 (88); FISCHER et BENDIXSOHN, 1909a (89), 1909b (90); BRINER et coll., 1937 (91). Elle dépend entre autre de la tem-

pérature de l'anode, de la densité du courant, de la concentration en acide sulfurique, de la position et de la forme de l'anode.

Parmi ces facteurs le plus important est la température de l'anode: plus elle est basse, plus la quantité d'ozone produite est élevée.

Dans nos conditions expérimentales, la température à laquelle se trouve la cellule n'est jamais inférieure à 15°C. A une température anodique d'environ 15°C, BRINER et coll. (1937) (92) observe que le rapport du volume d'O₃ produit au volume d'oxygène libéré par électrolyse d'acide sulfurique concentré à 38 pour 100 est d'environ 2 pour 100, pour une densité de courant de l'ordre de 12 A/cm².

Nous avons également mis en évidence la formation d'ozone à 15°C pour une densité de courant de l'ordre de 0,35 A/cm² à l'aide d'un papier filtre imbibé d'iodure de potassium IK et d'amidon: celui-ci bleuit très rapidement après électrolyse du CuSO₄. Pour observer cette réaction, il faut cependant placer ce papier filtre au voisinage immédiat du lieu de production de l'ozone. Un papier filtre identique ne bleuit plus si on le place dans la chambre respiratoire. Ceci montre que l'ozone est décomposé avant d'atteindre la chambre respiratoire. La disparition de l'ozone s'explique en partie par la présence de caoutchouc: nous avons remarqué systématiquement qu'aux températures ≤ 15°C, le tuyau de caoutchouc reliant la cellule à électrolyse à la chambre respiratoire était attaqué au niveau du raccord avec la cellule.

Cette attaque continue jusqu'à ce que le tuyau éclate. A ce moment, l'eau du thermostat pénètre dans le respiromètre. On supprime cette source d'ennui en ajoutant quelques milligrammes de sulfate ferreux SO₄Fe dans la cellule à électrolyse.

2° Réactions cathodiques secondaires.

Si la densité de courant cathodique dépasse $0,1 \text{ A/cm}^2$, il peut y avoir dégagement d'hydrogène à la cathode (cf. POTTER, 1961) (93) en plus du dépôt de Cu.

Dans nos conditions expérimentales, nous maintenons la densité de courant toujours inférieure à cette valeur.

3° Dissolution de l'oxygène dans la solution de CuSO_4

L'oxygène étant produit dans la phase liquide, une partie peut s'y dissoudre. Ce phénomène augmente quand la température diminue.

Pour évaluer quantitativement l'influence de ces différents facteurs dans nos conditions expérimentales, nous avons déterminé expérimentalement la relation entre le volume d'oxygène calculé V_C et le volume gazeux effectivement libéré V_H .

Les considérations précédentes montrent que c'est aux basses températures que les erreurs risquent d'être les plus importantes. C'est pourquoi l'étalonnage de l'appareil a surtout été étudié à 15°C .

1.4.2.2. Etalonnage de l'appareil.

La vérification expérimentale de la loi de FARADAY exige la mesure simultanée du volume de gaz libéré par électrolyse par voie directe (volumétrie) et de la quantité d'électricité utilisée pour libérer ce volume.

La vérification de la loi de FARADAY est donc elle-même entachée d'erreurs que l'on commet sur ces deux grandeurs.

1.4.2.2.1. Mesure volumétrique de la quantité de gaz produit par électrolyse.

Pour mesurer volumétriquement le gaz produit au cours de l'électrolyse de la solution de sulfate de cuivre, nous utilisons le dispositif qu'illustre la figure 17.

1.4.2.2.1.1. Description du dispositif de mesure.

Le dispositif de mesure volumétrique comprend deux parties:

1° le respiromètre tel que nous l'utilisons couramment qui comporte la chambre respiratoire, la cellule à électrolyse et l'ensemble formé par le manomètre et le thermobaromètre.

2° une burette de 0,5 ml graduée à 0,01 ml qui sert à mesurer gazométriquement le volume gazeux produit par électrolyse.

Les deux parties sont reliées par un robinet à trois voies (R_1) dont l'une des tubulures traverse le bouchon en caoutchouc de la cellule à électrolyse; la tubulure verticale de R_1 permet de faire communiquer la phase gazeuse de la cellule à électrolyse à l'atmosphère; la tubulure horizontale de R_1 est munie d'un rodage sur lequel s'adapte l'une des extrémités de la burette.

L'autre extrémité de la burette communique avec une seringue à vis micrométrique V_m .

La seringue et la burette sont remplies d'un liquide coloré (CuSO_4). En agissant sur la vis micrométrique, on impose des variations précises de volume à la chambre respiratoire.

Pour éviter qu'une partie du liquide de la burette reste accrochée à la paroi, celle-ci est siliconée.

Le volume gazeux de la chambre respiratoire peut être isolé de l'ensemble du système par l'intermédiaire d'une pince de Mohr P située entre la chambre respiratoire et les conduits allant à la cellule à électrolyse et au manomètre.

L'ensemble du dispositif est placé dans un bain thermostaté.

1.4.2.2.1.2. Conduite de la mesure.

La mesure volumétrique du volume gazeux produit par électrolyse se fait dans des conditions très voisines des conditions expérimentales habituelles.

On place dans la chambre respiratoire un consommateur d'oxygène (copeaux de cuivre enrobés de papier filtre imbibé d'acide sulfurique dilué) pour imiter la consommation d'oxygène et maintenir la pO_2 constante. On procède de la manière suivante:

a) On ferme la pince P et on ouvre les robinets R_1 et R_2 pour placer le liquide manométrique en équilibre ce qui établit le contact entre Pt_1 et Pt_2 . A ce moment, on referme les robinets R_1 et R_2 et on déclenche manuellement l'électrolyse. Celle-ci s'arrête dès que le contact Pt_1 - Pt_2 est rompu. Le liquide manométrique se trouve maintenant juste en dessous de l'électrode Pt_1 : cette position sert de référence. A cette position du liquide manométrique correspond la position x_1 du ménisque dans la burette.

b) On déplace ce ménisque jusqu'à la position x_2 en agissant sur V_n . Cette opération fait monter le liquide manométrique dans le manomètre et établit le contact entre Pt_1 et Pt_2 . Le courant traverse la cellule à électrolyse jusqu'à ce que

le liquide manométrique rompe à nouveau le contact Pt_1-Pt_2 .

Le volume de gaz V_L libéré par électrolyse est égal à la variation de volume imposée par la burette.

c) Après la mesure, on ouvre la pince P et on ramène progressivement le liquide de la burette à la position x_1 . Le volume d'oxygène produit est fixé par le cuivre, ce qui maintient constante la pO_2 dans la chambre respiratoire.

On procède à une nouvelle mesure seulement quand tout le volume d'oxygène a été consommé pour éviter une augmentation de la pO_2 qui entraînerait la dissolution de l'oxygène de la solution (loi de HENRY).

Le volume de gaz V_L est saturé en vapeur d'eau; il se trouve à la température T de la cellule et à la pression P_L égale à:

$$(29) \quad P = P_a - e$$

où P_a = pression atmosphérique,

e = pression partielle de vapeur d'eau à T .

Pour pouvoir être comparé au volume d'oxygène calculé par la loi de FARADAY, V_L est ramené aux conditions standard de température et de pression.

1.4.2.2.2. Mesure de la quantité d'électricité q.

L'intensité du courant qui traverse la cellule est constante. Elle est mesurée indirectement de la façon décrite au paragraphe 1.2.1.3.2.2. La durée de passage du courant d'électrolyse est mesurée à l'aide d'un chronomètre électronique qui est sous le contrôle du manomètre.

1.4.2.2.3. Précision des mesures.

1.4.2.2.3.1. Erreur sur la mesure volumétrique.

Le volume de gaz libéré est mesuré avec une erreur relative de l'ordre de 0,5 pour 100.

1.4.2.2.3.2. Erreur sur la mesure de q.

L'erreur commise sur le volume d'oxygène calculé V_c dépend de l'erreur commise sur l'intensité du courant et de la durée de passage du courant d'électrolyse.

1.4.2.2.3.2.1. Intensité du courant d'électrolyse.

L'erreur de mesure de i dépend de l'erreur de mesure de la résistance r placée en série avec la cellule à électrolyse (1.2.1.3.2.2.) et de l'erreur de mesure de la tension V aux bornes de r .

La résistance r est mesurée à $\pm 0,2$ pour 100 et V à $\pm 0,05$ pour 100 par rapport à leur valeur absolue. L'intensité du courant est donc juste à $\pm 0,25$ pour 100 près.

Stabilité du circuit d'électrolyse.

L'amplitude des fluctuations résiduelles est inférieure à l'erreur de mesure de i . Nous négligeons cette source d'erreur. Dans le cas de l'appareil coulométrique à deux sensibilités, le changement de l'intensité du courant n'affecte pas la stabilité du courant d'électrolyse: l'utilisation de deux transistors différents assure cette stabilité (cf. 1.3.1.2.2.).

1.4.2.2.3.2.2. Durée de passage du courant d'électrolyse.

La durée de passage du courant d'électrolyse est mesurée avec un chronomètre électronique au 1/100 sec. L'erreur relative commise sur t est donc négligeable. Nous estimons négligeable l'écart entre la valeur mesurée et la valeur absolue de la durée.

1.4.2.2.4. Résultats expérimentaux.

Les mesures ont été effectuées à 15°C et à l'aide d'une cellule à électrolyse contenant la solution de sulfate de cuivre saturée, additionnée de quelques grammes de CuO et de quelques milligrammes de SO_4Fe .

Les résultats sont consignés dans le tableau III. On remarque qu'il y a bon accord (environ -2 pour 100) entre la valeur théorique et la valeur expérimentale à condition que la longueur de l'électrode de platine soit adaptée à l'intensité du courant utilisé.

En effet, on observe un écart de -10 pour 100 entre les deux valeurs lorsqu'on utilise un courant de 20 mA et une électrode de platine de 40 mm de longueur, alors que l'écart n'est que de -2 pour 100 avec la même électrode si on utilise un courant de 150 mA. L'écart disparaît à 20 mA si l'on raccourcit l'électrode, son diamètre restant le même.

1.4.2.2.5. Discussion des résultats.

On peut formuler deux hypothèses quant à l'influence de la longueur de l'électrode sur les réactions secondaires:

1° une densité de courant trop faible favorise directement la formation de peroxydes à l'anode (cf. 1.4.2.1.). Tout se passe comme si une partie du courant était détournée de la production d'oxygène et utilisée pour la formation de peroxydes, ce qui entraîne un déficit d'oxygène recueilli par rapport à la valeur théorique.

2° les densités de courant que nous utilisons ne sont pas suffisamment différentes pour expliquer la formation des peroxydes. Ceux-ci se formeraient en aussi grande quantité aux différentes densités de courants utilisées, mais l'effet joule étant plus grand au niveau de l'anode quand la densité de courant est plus grande favorise la décomposition des oxydes formés, ce qui libère l'oxygène qui a été utilisé.

Ces résultats nous ont conduit à utiliser deux électrodes de platine différentes dans l'appareil coulométrique à deux sensibilités (cf. 1.3.1.2.2.), adaptées à chacune des deux intensités de courants que nous utilisons couramment (20 mA et 150 mA). En effet, l'électrode adoptée pour 150 mA entraîne une erreur systématique lorsqu'elle est utilisée avec 20 mA, et inversement l'électrode adoptée pour 20 mA est trop courte pour être utilisée avec 150 mA, car à ce moment l'effet joule est si considérable qu'il constitue une nouvelle source d'erreur.

1.4.2.2.6. Erreur sur l'enregistrement automatique du temps.

Au cours de mesure de la consommation d'oxygène de l'animal, la durée de passage du courant d'électrolyse est enregistrée automatiquement à l'aide d'une plume inscriptrice (cf. 1.2.1.3.3.). La mesure du temps se ramène à une mesure de longueur. Celle-ci est estimée avec une erreur absolue de 0,5 mm.

Comme la plume se déplace à la vitesse de 1 mm par seconde, l'erreur absolue e sur une mesure de temps est de 0,5 seconde.

La consommation d'oxygène est estimée à partir de la moyenne $\bar{t}$ de n mesures différentes de t . On peut admettre que l'erreur absolue $\bar{e}$ sur $\bar{t}$ est égale à :

$$(30) \quad \bar{e} = \frac{e}{n}$$

(TUTTLE et SATTERLY, 1925) (94).

Lorsqu'on fait une estimation de la consommation d'oxygène au cours d'une heure d'expérience, n varie entre 8 et 10 (').

L'erreur absolue $\bar{e}$ sur la durée moyenne $\bar{t}$ au cours d'une heure est donc comprise entre 0,0625 et 0,050 seconde. L'erreur relative sur $\bar{t}$ est d'autant plus faible que la valeur de $\bar{t}$ est plus grande:

$$(31) \quad \frac{\Delta \bar{t}}{\bar{t}} = \frac{\bar{e}}{\bar{t}}$$

1.4.2.2.6.1. Erreur relative sur la durée du premier temps de production d'oxygène.

Dans nos conditions expérimentales, la moyenne $\bar{t}_1$ de la durée du premier temps n'est jamais inférieure à 3 secondes. Comme dans ce cas, il y a 10 mesures par heure, $\bar{t}_1$ est estimé avec une erreur relative maximum de 1,7 pour 100.

 (') En effet, le nombre n de mesures individuelles effectuées au cours d'une heure d'expérience dépend de l'intervalle de temps T (cf. 1.2.1.5.) et de la durée totale Σd_n de production d'oxygène au cours de cette heure. Si $T \cong 360$ secondes, en 3.600 secondes, il y a 10 mesures si Σd_n reste petit; n diminue si Σd_n augmente.

Cas particulier de la mesure de $t_{1 \text{ max}}$

La durée $t_{1 \text{ max}}$ est déterminée manuellement avec un chronomètre gradué au 1/100 de seconde. L'erreur relative sur $t_{1 \text{ max}}$ dépend de la mesure du temps et de la stabilité du circuit de délai (cf. 1.3.1.2.1.). Compte tenu de ces deux sources d'erreurs $t_{1 \text{ max}}$ est connu avec 0,5 pour 100 d'erreur. L'erreur étant négligeable, nous considérons $t_{1 \text{ max}}$ comme constante.

1.4.2.2.6.2. Erreur relative sur la durée du deuxième temps de production d'oxygène.

La durée t_2 du deuxième temps est déterminée à partir de la mesure de la durée totale t de la production d'oxygène de laquelle on soustrait la durée maximum du premier temps:

$$(32) \quad t_2 = t - t_{1 \text{ max}}$$

L'erreur relative sur t_1 étant négligeable, l'erreur relative t_2 est égale à $\frac{e}{t_2}$.

1.4.3. Reproductibilité des mesures.

La figure 16 représente un enregistrement de la consommation d'oxygène de copeaux de cuivre, placés dans une chambre respiratoire de 50 ml, en présence d'acide sulfurique dilué.

L'intervalle de temps τ entre la fin de la nième mesure et le début de la suivante est de 360 secondes. L'échelle des ordonnées indique le volume d'oxygène produit (en μl) à chaque mesure.

La consommation d'oxygène des copeaux de cuivre décroît régulièrement, probablement du fait de la formation d'une

couche d'oxyde de cuivre à la surface des copeaux qui limite de plus en plus l'oxydation du cuivre.

Les irrégularités de la longueur des traits verticaux donnent une estimation de la reproductibilité des mesures: elle est de l'ordre du microlitre.

Remarquons qu'il n'y a pas de fluctuations nycthémérales de la consommation d'oxygène des copeaux de cuivre et que dans l'erreur absolue globale mesurée sont également comprises les variations de la consommation d'oxygène des copeaux de cuivre d'une mesure à l'autre.

1.5. ETUDE CRITIQUE DE L'APPAREIL COULOSPIROMETRIQUE.

Les sources d'erreurs liées à la mesure coulométrique ont été étudiées dans le chapitre précédent.

Les sources d'erreurs liées à la mesure spirométrique ont été analysées antérieurement (HEUSNER, 1963 (95); HEUSNER et MARK, 1962 (96)). Nous allons donc surtout examiner les sources d'erreurs spécifiques à l'appareil coulospirométrique.

1.5.1. Température.

Les vannes de l'appareil coulo-spirométrique ainsi que les tuyaux de caoutchouc qui les connectent aux autres éléments du respiromètre sont dans une enceinte thermostatée réglée à $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Ces variations de température ont une influence négligeable sur la faible partie du volume de la chambre respiratoire située dans cette enceinte. Quant au spiromètre et au réservoir d'oxygène, ils sont placés à la température ambiante qui est réglée à $\pm 1^{\circ}\text{C}$. Ces variations de

température sont lentes et n'ont qu'un effet négligeable sur le faible volume du spiromètre (HEUSNER, 1963) (97).

1.5.2. Pression atmosphérique.

Une variation de pression de 1 mm Hg entraîne une variation du volume V_r de 1 ml ($V_r = 770$ ml).

L'appareil spirométrique fonctionne soit d'une façon continue, soit par intermittence selon les besoins de l'animal.

1° Dans le premier cas, l'intervalle de temps t qui sépare deux mesures spirométriques est petit (de l'ordre de 10 minutes).

L'observation courante de la pression barométrique montre qu'elle varie en général de moins de 1 mm Hg par heure. Si la pression barométrique varie régulièrement de 1 mm Hg par heure, en 10 minutes le volume varie de 0,17 ml. Dans le cas de la mesure de la consommation d'oxygène d'un groupe de 10 abeilles à 15°C, cette erreur est de 3,3 pour 100 si $\dot{V}_{O_2} = 30 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1}$ et de 1,7 pour 100 si $\dot{V}_{O_2} = 60 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1}$. L'erreur commise peut être positive ou négative. Elle affecte de manière négligeable la consommation d'oxygène moyenne au cours de périodes supérieures à une heure.

2° Dans le deuxième cas, l'intervalle de temps t est grand. Si l'intervalle de temps t entre deux mesures spirométriques est grand (quelques heures), l'erreur sur la mesure du volume d'oxygène disparu risque de devenir importante car la probabilité que la pression atmosphérique reste constante diminue avec t .

En pratique, cette erreur fausse seulement la première mesure du matin car pendant la nuit, les mesures sont faites

à l'aide de l'appareil coulométrique et pendant le jour à l'aide de l'appareil coulo-spirométrique. Nous ne tenons pas compte de cette mesure dans le calcul de la consommation d'oxygène.

1.5.3. Erreur de lecture de l'enregistrement spirométrique.

La mesure des volumes d'oxygène se ramenant également à une mesure de longueur, les mêmes raisonnements que ceux appliqués aux deux chapitres précédents sont valables.

L'erreur relative maximum sur la mesure de la consommation d'oxygène horaire est de 2 pour 100.

1.5.4. Erreur sur la durée $t_{1 \max}$

Dans le cas de l'appareil coulospirométrique, $t_{1 \max}$ est déterminée par une mesure de longueur comme toutes les autres valeurs de t_1 . Pour $t_{1 \max}$ de 150 secondes, l'erreur relative est de 0,3 pour 100.

Nous considérons $t_{1 \max}$ comme constant.

1.5.5. Limite de la détection.

Comme un déplacement du spiromètre de 5 mm correspond à un volume de 1 ml, nous estimons le plus petit volume détectable à environ 200 μ l.

1.6. CHOIX DES CONDITIONS EXPERIMENTALES.

Un microclimat est déterminé par un ensemble de facteurs qui peuvent être combinés de façon très variée. Comme l'animal réagit à un nouveau microclimat donné également en fonction du microclimat dans lequel il a vécu antérieurement, il importe de connaître:

- 1° les conditions dans lesquelles l'animal a vécu avant l'expérience,
- 2° les conditions auxquelles est soumis l'animal pendant la mise en expérience,
- 3° les conditions expérimentales proprement dites.

De plus, les réactions de l'animal au microclimat sont liées à son état physiologique qui n'est pas le même le jour et la nuit. Il faut donc préciser l'horaire des expériences dans l'établissement du protocole expérimental.

1.6.1. Conditions dans lesquelles l'animal a vécu avant l'expérience.

Les abeilles mises en expérience au cours de la saison estivale proviennent de ruches normales qui se trouvent dans un jardin à l'abri du vent et de la pluie: elles sont donc soumises aux variations normales des conditions atmosphériques. La richesse de la flore environnante couvre largement les besoins des colonies. Un bassin d'eau au voisinage des ruches assure l'approvisionnement en eau même en cas de sécheresse.

Les abeilles mises en expérience au cours de la période hivernale proviennent surtout d'une ruche expérimentale à cadre unique (1 m x 1 m) (CHAUVIN, 1963b) (98) et exceptionnellement des ruches calorifugées du jardin.

Etant donné la grande surface de déperdition de la chaleur de la ruche expérimentale, nous la plaçons dans une enceinte thermostatée à $25^{\circ}\text{C} \pm 0,1^{\circ}\text{C}$. Pour éviter de perturber le repos hivernal des abeilles, la ruche est placée dans une chambre très tranquille. Un tunnel fait communiquer la ruche avec l'extérieur.

Les abeilles supportent très bien les conditions offertes par cette ruche: la colonie s'accroît en été et traverse sans difficulté la période hivernale.

1.6.2. Conditions auxquelles est soumis l'animal pendant la mise en expérience.

1.6.2.1. Prélèvement.

L'abeille est prélevée à l'aide de pincettes entomologiques et placée dans un pèse filtre pour être transportée et pesée.

Aux ruches du jardin, l'abeille est prélevée au trou d'envol. En hiver, ce procédé présente l'inconvénient de limiter les prélèvements aux rares moments de sortie des abeilles.

C'est pourquoi nous avons placé une colonie dans une ruche expérimentale construite de telle sorte que la capture des abeilles puisse se faire à tout moment sans déranger le repos hivernal de la colonie. A cet effet, la paroi latérale de la ruche comporte des orifices fermés par des volets mobiles qui donnent directement accès au rayon où se trouvent les abeilles.

Le prélèvement des abeilles au trou d'envol en été ne se fait pas entièrement au hasard. Dans la mesure du possible, on choisit soit des abeilles butineuses, c'est-à-dire celles qui

volent vers la ruche et que l'on capture au moment où elles se posent sur la planche d'envol (celles porteuses de pollen sont évidemment les plus faciles à reconnaître), soit des abeilles qui sortent rapidement du trou d'envol pour s'envoler. Nous évitons de capturer les abeilles qui restent stationnées devant le trou d'envol qui ne sont en grande partie pas des butineuses (RÖSCH, 1925) (99).

Après la pesée, l'abeille est transvasée dans la chambre respiratoire. La durée qui s'écoule entre le moment de la capture et le moment où l'abeille entre dans la chambre respiratoire est comprise entre 5 et 10 minutes.

Si au cours des opérations de prélèvement et de mise en cage l'abeille s'échappe, nous la remplaçons par une autre pour ne pas mettre en expérience un animal surexcité par la chasse dont il est l'objet.

16.2.2. Période d'équilibration thermique.

Dès que l'abeille est dans sa cage, la chambre respiratoire est placée dans l'enceinte thermostatée et connectée aux autres éléments du respiromètre.

Le début des mesures de la consommation d'oxygène est précédé d'une période d'équilibration thermique d'environ une heure au cours de laquelle il n'est pas possible de faire de mesures car elles seraient fausses. Mais pendant cette période, il se pose un problème particulier. En effet, l'animal consomme de l'oxygène et rejette du CO_2 ; ce dernier est fixé ; si l'oxygène consommé n'est pas remplacé, la pO_2 de la chambre respiratoire diminue d'autant plus vite que la consommation d'oxygène est élevée.

Pour évaluer quantitativement ce phénomène, nous avons suivi dans le temps, à l'aide d'un analyseur d'oxygène modèle BECKMAN 150, les variations de la pO_2 de la phase gazeuse d'une chambre respiratoire de 50 ml environ où l'on vient de placer une abeille. Les mesures ont été faites à 30°C, 22°C et 15°C.

Pour se placer dans les mêmes conditions qui règnent pendant la période d'équilibration thermique, le robinet de la chambre respiratoire reste ouvert pendant les mesures. La pO_2 initiale dans la chambre respiratoire est égale à celle de l'air atmosphérique.

La figure 19 montre l'évolution de la pO_2 de la chambre respiratoire en fonction du temps aux trois températures étudiées. L'abeille est placée dans la chambre au temps 0.

On constate que la pO_2 décroît d'autant plus vite que la température à laquelle sont faites les mesures est basse. Ce phénomène s'explique par l'augmentation de la consommation d'oxygène de l'abeille quand la température ambiante diminue: cette réaction au froid est particulièrement forte pendant la période qui suit immédiatement le contact de l'abeille avec la température expérimentale (HEUSNER et STUSSI, 1964 (100); cf. 2.3.3.1.).

Au bout d'une heure, la pO_2 de l'atmosphère de la chambre respiratoire est de 115 mm Hg à 30°C, de 84 mm Hg à 22°C et de 67 mm Hg à 15°C. Ceci correspond respectivement à une atmosphère ne contenant plus que 15,3 pour 100, 11,1 pour 100 et 8,3 pour 100 d'oxygène.

Pour éviter des variations aussi importantes de la pO_2 dans la chambre respiratoire pendant la période d'équilibration thermique, nous procédons de la manière suivante:

1° on diminue la période d'équilibration thermique en plaçant tous les éléments du respiromètre à la température expérimentale deux heures avant de placer l'abeille dans la chambre respiratoire.

2° ceci permet, dans le cas où la température expérimentale est inférieure ou égale à la température du laboratoire (25°C environ), de fermer tout de suite le robinet de la chambre respiratoire et de laisser fonctionner l'appareil normalement. Comme le volume V_r est égal ou inférieur au volume V_t , le déséquilibre thermique résiduel ne peut que jouer dans le sens d'une consommation d'oxygène apparente. Il ne peut donc y avoir de diminution de la pO_2 dans la chambre respiratoire. Nous fermons le robinet du thermobaromètre une heure après la mise en cage de l'animal.

3° dans le cas où la température expérimentale est supérieure à 25°C, nous laissons le robinet de la chambre respiratoire ouvert et produisons de manière continue par électrolyse de l'oxygène pour remplacer celui qui est consommé par l'abeille.

Le courant d'électrolyse est choisi de manière à ce que la vitesse de production d'oxygène soit égale ou un peu supérieure à la consommation d'oxygène dont on connaît l'ordre de grandeur.

1.6.3. Conditions expérimentales proprement dites.

L'exposé des conditions expérimentales proprement dites comprend:

- 1° la description des chambres respiratoires utilisées;
- 2° l'étude des facteurs physiques qui y règnent.

1.6.3.1. Description des chambres respiratoires.

La chambre respiratoire contient la cage où est logée l'abeille: pour maintenir constant l'espace disponible à chaque abeille quel que soit leur nombre, il faut adapter les dimensions géométriques de la cage de l'animal et de la chambre respiratoire.

1.6.3.1.1. Chambre respiratoire pour une abeille.

La chambre respiratoire pour une abeille est constituée par un récipient cylindrique en verre de 41 mm de haut et de 46 mm de diamètre. Elle est fermée à l'aide d'un bouchon, muni d'un robinet et d'un tube en T sur les extrémités duquel sont glissés les tuyaux qui font communiquer la chambre respiratoire avec la cellule à électrolyse et le manomètre (Fig.20).

L'absorbeur de CO_2 (environ 3 g de chaux sodée) est logé au fond de la chambre respiratoire. Un anneau de verre muni de trois pieds sépare la chaux sodée de la cage de l'animal.

Cette dernière est formée par un cylindre en cire gaufrée d'abeille fermé à sa base par une moustiquaire en plastique qui assure la diffusion du CO_2 vers la chaux sodée. L'espace offert à l'abeille est de 30 ml environ. Pour chaque expérience, on utilise une nouvelle cage.

1.6.3.1.2. Chambre respiratoire pour 10 abeilles.

La chambre respiratoire utilisée pour un groupe de 10 abeilles est constituée par un ensemble en verre comportant un récipient cylindrique et un couvercle qui s'adapte à ce dernier par un rodage (Fig. 21).

Le récipient a 90 mm de diamètre et 125 mm de haut. Il est muni d'un embout en verre sur le côté, par l'intermédiaire duquel la chambre respiratoire communique avec la cellule à électrolyse, le manomètre et la vanne V_1 ; celle-ci met la chambre respiratoire en communication avec le spiromètre au moment de la mesure spirométrique (cf. 1.3.2.2.).

Le col du couvercle est fermé par un bouchon de caoutchouc muni d'un robinet qui est fermé pendant les mesures.

La chaux sodée, logée dans un espace délimité vers l'intérieur par une moustiquaire en plastique, entoure la cage de l'animal.

Cette dernière est constituée par un cylindre en moustiquaire de plastique, fermé à ses deux extrémités. Son diamètre est d'environ 60 mm et sa hauteur d'environ 105 mm: l'espace disponible pour chaque abeille est donc d'environ 30 ml. Une partie de la paroi verticale est garnie de cire gaufrée d'abeille.

Le couvercle de la cage est soudé au cylindre à l'aide de cire d'abeille après avoir introduit les abeilles dans la chambre.

La cage est placée dans l'axe de symétrie du récipient en verre sur un support en verre identique à celui décrit plus haut. La hauteur du support (environ 5 mm) et le diamètre de la cage sont tels que les abeilles ne peuvent entrer en contact avec la chaux sodée.

1.6.3.1.3. Chambre respiratoire pour deux abeilles.

La chambre respiratoire pour deux abeilles est semblable à celle utilisée pour des groupes de 10 abeilles, mais ses dimensions sont plus petites (fig. 22).

1.6.3.2. Conditions physiques règnant dans la chambre respiratoire.

1.6.3.2.1. Température.

Quel que soit le niveau, la température est réglée à $\pm 0,01^{\circ}\text{C}$. La zone de température étudiée s'étend de 15°C à 35°C : aux températures inférieures à 15°C , les abeilles restent engourdies sauf pendant les toutes premières heures suivant le contact avec la température; les abeilles résistent mal aux températures supérieures à 35°C .

1.6.3.2.2. Degré hygrométrique.

Lorsqu'on place dans la chambre respiratoire de la chaux sodée très sèche ou de la chaux sodée très humide, les abeilles sont en très mauvais état à la fin de l'expérience.

Par contre, lorsqu'on utilise de la chaux sodée partiellement humidifiée, les abeilles restent en bon état pendant l'expérience.

Pour évaluer le degré hygrométrique dans la chambre respiratoire, nous avons utilisé le dispositif psychrométrique illustré par la figure 23.

Ce dispositif comporte un vase cylindrique rempli à moitié de chaux sodée. Le bouchon qui ferme ce vase est traversé par deux tubulures en verre et par les tiges de deux thermomètres θ_s et θ_h .

L'une des tubulures (E) plonge dans la chaux sodée. L'autre (S) est branchée sur une trompe à eau qui permet de créer un courant d'air dans le vase; la pince de Mohr sert à régler le débit. L'air est saturé en vapeur d'eau

à l'aide d'un barboteur à fond en verre fritté avant d'entrer dans la tubulure E et d'atteindre la chaux sodée.

Le bulbe du thermomètre θ_s est sec, et celui du thermomètre θ_h est maintenu humide par une mince couche de papier filtre mouillé.

La différence de température, humide et sèche, permet à l'aide de tables psychrométriques d'estimer le degré hygrométrique H_r de la phase gazeuse située au dessus de la chaux sodée.

L'expérience montre que même avec de l'air saturé en vapeur d'eau qui arrive au niveau de la chaux sodée, H_r est inférieur à 100 pour 100. Nous avons mesuré les valeurs suivantes:

15°C	H_r environ 90 pour 100
25°C	H_r environ 85 pour 100
35°C	H_r environ 80 pour 100

1.6.3.2.3. Pression partielle de gaz carbonique (pCO_2)

La vitesse de disparition du CO_2 n'est limitée que par la vitesse de diffusion du CO_2 dans l'air. Comme cette dernière est élevée, la pCO_2 de l'atmosphère de la chambre respiratoire est pratiquement nulle.

1.6.3.2.4. Pression partielle d'oxygène (pO_2).

Pendant les mesures, la pression partielle d'oxygène (pO_2) ne fluctue que légèrement en raison du remplacement périodique de l'oxygène consommé. Pratiquement, la valeur de pO_2 imposée au début reste donc constante pendant toute l'expérience.

Les concentrations en oxygène que nous avons imposées dans la chambre respiratoire s'étendent entre 2 et 21 pour 100. En atmosphère enrichie en oxygène, l'abeille ne survit pas longtemps: pour une concentration de 50 pour 100 d'oxygène, la survie est de l'ordre de 24 heures et pour une concentration d'environ 100 pour 100 d'oxygène, elle n'est pratiquement que de 12 heures.

1.6.3.2.5. Nourriture et eau.

Pour maintenir les abeilles en bon état physiologique pendant l'expérience (45 heures), il faut leur fournir de la nourriture. Celle-ci (miel de fleurs) est logée dans des petits récipients cylindriques de 4 mm de diamètre et de 10 mm de profondeur. La quantité de miel offerte pour une abeille correspond à environ 0,6 Kcal; cette ration couvre largement les besoins énergétiques maxima de l'abeille au cours d'une expérience de 45 heures.

Les récipients de miel, en nombre égal à celui des abeilles, sont logés au fond de la cage (abeille isolée), soit accrochés à la paroi latérale (groupes d'abeilles).

La présentation de la nourriture sous cette forme permet à chaque abeille d'y accéder sans risque d'y être engluée.

Les abeilles disposent également d'eau placée dans des récipients analogues.

1.6.3.2.6. Présence de cire d'abeille.

Nous avons observé qu'en présence de cire, l'abeille reste plus calme qu'en absence de cire. Ce fait a aussi été

signalé par PENCE et coll. (1963) (101). L'influence de la cire peut s'expliquer soit par l'odeur, soit par le contact. D'après MAIHIS (1947) (102), le contact des pattes de l'abeille sur la cire inhibe le vol.

Nous avons vérifié que la cire ne fixe pas l'oxygène.

1.6.3.2.7. Conditions d'éclairement et de vibrations.

La chambre respiratoire est placée à l'obscurité pendant toute l'expérience et dans des conditions constantes de bruits et de vibrations.

1.6.3.2.8. Nombre d'expériences par modalité expérimentale.

En règle générale, le nombre d'expériences faites selon une modalité déterminée est égal à 6. Pour cet effectif, l'intervalle de confiance de la moyenne estimé au seuil de probabilité $p = 0,05$ et l'écart-type estimé s de la population sont pratiquement égaux. En effet, la racine carrée de 6 (2,45) est voisine de la valeur de t (2,57) de STUDENT-FISCHER à $p = 0,05$ et pour un degré de liberté de 5:

$$(33) \quad s = s_m \sqrt{6} \quad \approx s_m \cdot t \text{ à } p = 0,05 \text{ et}$$

D.L. = 5, où s_m est l'erreur-type estimée de la moyenne.

1.6.4. Examen des abeilles après l'expérience.

Après l'expérience, les abeilles sont à nouveau pesées. On vérifie leur état physiologique. Nous considérons l'abeille en bon état si elle s'envole spontanément et si elle effec-

tue des vols de reconnaissance. En général, lorsque l'abeille a été à basse température (15-20°C), elle ne s'envole qu'au bout d'un certain temps pendant lequel elle se réchauffe.

1.6.5. Horaire des expériences.

Dans toutes les expériences qui seront rapportées ici, nous avons suivi l'horaire suivant:

Vers 11 heures du matin, on prélève les abeilles. A 12 heures commencent les mesures. Celles-ci se poursuivent sans intervention, ni interruption, pendant 45 heures.

On arrête les mesures à 9 heures le surlendemain du début de l'expérience.

1.6.6. Modalités expérimentales.

Le tableau IV résume les différentes modalités expérimentales dans lesquelles nous avons étudié l'influence de facteurs microclimatiques sur le métabolisme énergétique des abeilles.

Comme il ressort du tableau, nous avons surtout étudié l'abeille butineuse. Nous avons réalisé quelques expériences sur des faux-bourçons: comme ces derniers se nourrissent mal lorsqu'ils sont placés seuls dans une chambre respiratoire, leur état physiologique ne reste qu'exceptionnellement bon pendant 48 heures. Par ailleurs, nous avons fait une série d'expériences sur des guêpes ouvrières.

2. DEUXIEME PARTIE: RESULTATS EXPERIMENTAUX.

2.1. INTRODUCTION.

Dans nos travaux antérieurs (HEUSNER et STUSSI, 1964) (103), nous avons abordé le problème de la thermorégulation dans la ruche d'abeilles en enregistrant la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée, placée à cinq températures différentes. Nous avons montré que la nuit, le métabolisme énergétique de l'abeille se comporte comme celui d'un poïkilotherme: la consommation d'oxygène augmente quand la température ambiante augmente; le jour par contre, le métabolisme énergétique de l'abeille se rapproche de celui d'un homéotherme: la consommation d'oxygène augmente quand la température diminue dans les limites de la plage de température étudiée (de 15 à 35°C).

L'abeille présente donc deux états physiologiques. L'alternance nycthémérale de ces deux états est manifeste, mais les données expérimentales ne permettaient pas d'analyser davantage l'influence de la température ambiante sur ce phénomène nycthéméral. Nous avons donc réalisé de nouvelles expériences de durée plus longue (45 heures) tout en utilisant les mêmes températures expérimentales: 15, 20, 25, 30 et 35°C, et en étendant ces expériences à de petits groupes d'abeilles (de 2 à 10 individus) et à d'autres hyménoptères sociaux, en particulier les guêpes.

Par ailleurs, nous avons voulu savoir si le métabolisme énergétique d'une abeille d'hiver, placée aux mêmes températures, diffère ou non de celui de l'abeille butineuse d'été. On peut, en effet, se poser la question étant donné que la ruche en hiver

présente des particularités physiologiques très différentes de celles de la ruche l'été: absence de couvain, durée de vie des abeilles très grande (plusieurs mois).

Enfin, il a fallu adopter une méthode d'analyse des enregistrements de la consommation d'oxygène qui soit commune à toutes les expériences de manière à pouvoir comparer facilement les résultats obtenus dans les diverses modalités expérimentales.

Nous exposerons donc successivement aux chapitres:

- 2.2.: La méthode d'analyse de la variation nycthémérale de la consommation d'oxygène de l'abeille.
- 2.3.: Les résultats obtenus sur l'abeille butineuse isolée.
- 2.4.: Les résultats obtenus sur l'abeille isolée d'hiver.
- 2.5.: Les résultats obtenus sur de petits groupes de butineuses.
- 2.6.: Les résultats obtenus sur d'autres espèces d'hyménoptères sociaux, en particulier chez les guêpes ouvrières du genre *Vespula*.

2.2. METHODE D'ANALYSE DE LA VARIATION NYCTHEMERALE DE LA CONSOMMATION D'OXYGENE DE L'ABEILLE.

Lorsqu'on examine l'ensemble des enregistrements de la consommation d'oxygène que nous avons obtenus, on est frappé par deux faits:

1° la présence d'une variation nycthémérale de la consommation d'oxygène dans la quasi totalité des enregistrements.

2° la complexité des variations de la consommation d'oxygène dans ses détails.

Ce dernier fait rend délicate la comparaison quantitative entre les différents enregistrements obtenus. Il a donc fallu trouver une méthode d'analyse de la variation nycthémerale de la consommation d'oxygène qui fasse ressortir clairement la trame fondamentale des variations de la consommation d'oxygène dans le temps de sorte que l'on puisse définir de la même manière dans toutes les expériences un certain nombre de paramètres.

Si cette condition est remplie, la comparaison quantitative des résultats obtenus se ramène à l'étude des variations de ces paramètres en fonction des diverses modalités expérimentales.

Parmi les nombreuses méthodes d'analyse quantitative de phénomènes périodiques biologiques, nous n'en avons trouvé aucune qui nous donne entière satisfaction ou simplement qui puisse être appliquée dans notre cas (cf. SOLLENGER, 1965; HALBERG et REINBERG, 1967 (104)).

Pour rendre aussi simple que possible l'analyse, nous avons adopté la méthode suivante que nous allons décrire à l'aide d'un exemple concret. Il s'agit de l'enregistrement de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse EE 39 mise en expérience le 23.5.66 et placée à 20°C. La figure 24 contient l'enregistrement original. L'échelle des ordonnées comprend deux parties qui correspondent aux deux sensibilités de l'appareil coulométrique (cf. 1.3.1.6.).

La variation nycthémerale apparaît très nettement.

On distingue au cours d'un cycle nycthémeral une phase diurne pendant laquelle la consommation d'oxygène est élevée et une phase nocturne pendant laquelle elle est faible.

2.2.1. Transformation de l'enregistrement original.

L'analyse de l'enregistrement est faite de la manière suivante:

1° On calcule la consommation d'oxygène moyenne horaire entre 12 et 13 heures, 13 et 14 heures, etc., et on porte en fonction du temps les valeurs obtenues (Fig. 25, au milieu).

La variation nycthémerale est beaucoup plus apparente car:

a) la déformation qu'entraîne l'enregistrement (utilisation de deux sensibilités, donc de deux échelles en ordonnées) est supprimée.

b) l'intervalle de temps entre deux mesures est environ dix fois plus grand (une heure au lieu d'environ 6 minutes): la différence entre deux niveaux moyens successifs de la consommation d'oxygène est accentuée dans les phases où la consommation d'oxygène augmente ou diminue.

2° On utilise la propriété selon laquelle la fonction primitive d'une fonction périodique est encore une fonction périodique. Ce procédé rend négligeable les faibles fluctuations de la consommation d'oxygène d'une heure à l'autre devant le volume total d'oxygène consommé.

En portant en fonction du temps le volume total d'oxygène consommé depuis le début de l'expérience, on obtient la courbe:

$$(34) \quad V_{O_2} = f(t)$$

dont la pente de la tangente à l'instant t est égale à la consommation d'oxygène.

Cette courbe (Fig. 25, en haut) met clairement en évidence que la consommation d'oxygène évolue au cours d'un nycthémère

en quatre phases distinctes; celles-ci se groupent en deux catégories:

a) phases où la consommation d'oxygène reste sensiblement constante.

Pendant deux phases, la consommation d'oxygène est sensiblement constante: l'une des phases est diurne et la consommation d'oxygène est élevée; l'autre phase est nocturne et la consommation d'oxygène est faible.

b) phases où la consommation d'oxygène varie dans le temps.

Pendant deux phases intermédiaires, la consommation d'oxygène varie dans le temps: elle augmente entre la phase nocturne et la phase diurne; elle diminue au contraire entre la phase diurne et la phase nocturne.

La distinction de quatre phases (au lieu de deux, l'une nocturne, l'autre diurne) dans l'évolution de la consommation d'oxygène au cours d'un cycle nycthémeral permet de mieux caractériser chaque phase. En particulier, leurs limites temporelles se définissent beaucoup plus facilement, ce qui n'est pas le cas quand on distingue seulement deux phases. CHEW et coll. (1965) (105) notent également cette difficulté.

2.2.2. Détermination des limites temporelles des phases.

Les limites temporelles des phases peuvent être déterminées de manière assez précise. En effet, la figure 25 montre que les parties de la courbe $V_{O_2} = f(t)$ correspondant aux phases diurnes et nocturnes peuvent être assimilées à des segments de droite. Nous fixons les limites des phases diurnes et nocturnes aux heures où la courbe $V_{O_2} = f(t)$ s'écarte du prolongement des segments de droites.

Cas particuliers:

1° Lorsque la phase intermédiaire est inférieure à une heure la délimitation directe des phases sur l'enregistrement original est plus précise. Dans quelques cas, il n'y a pas de phase de transition: cela se produit seulement entre la première phase nocturne et la deuxième phase diurne qui suivent le début de l'expérience (phase N_1D_2 , voir Tableau V).

2° La consommation d'oxygène peut présenter au cours de la phase nocturne des variations de grande amplitude, mais de courte durée (cf. 2.3.3.2.1.). Dans ce cas, la courbe $V_{O_2} = f(t)$ accuse un saut à l'heure où se manifeste cette variation, comme l'illustre schématiquement la figure 26.

Dans ces cas, nous délimitons la phase nocturne aux heures marquées d'une flèche sur la figure 26.

La signification particulière de ces cas sera discutée plus loin (2.3.3.2.3.).

2.2.3. Nomenclature des phases.

Pour la commodité de l'exposé des résultats, nous utilisons la nomenclature suivante pour désigner les différentes phases du cycle nycthémeral de la consommation d'oxygène:

1° Nature des phases.

La nature des phases est désignée par des lettres:

D : phase diurne

N : phase nocturne

DN : phase intermédiaire entre la phase diurne et la phase nocturne (phase où la consommation d'oxygène diminue).

ND : phase intermédiaire entre la phase nocturne et la phase diurne (phase où la consommation d'oxygène augmente).

2° Situation des phases dans le temps.

Comme l'expérience s'étend sur plusieurs nycthémères, nous leur donnons les numéros d'ordre suivants:

1er nycthémère: du début de l'expérience à la fin de la 1ère phase nocturne qui suit le début de l'expérience.

2me nycthémère: de la fin de la 1ère phase nocturne à la fin de la 2me phase nocturne qui suit le début de l'expérience.

3me nycthémère: de la fin de la 2me phase nocturne à la fin de l'expérience.

Les lettres D et N sont suivies des chiffres 1, 2 ou 3 selon le numéro d'ordre du nycthémère dans lequel se situe la phase.

Le tableau V résume la nomenclature des phases.

Nous n'étudierons pas les résultats obtenus au cours du 3me nycthémère (phase N_2D_3).

2.2.4. Paramètres étudiés.

Lorsque les différentes phases sont définies dans le temps, il devient possible d'étudier les paramètres suivants:

- paramètres des phases	(situation dans le temps
	(durée d
	(consommation d'oxygène
	(moyenne $\overline{\dot{V}_{O_2}}$
- paramètres du cycle nycthéméral	(durée τ
	(amplitude absolue AA
	(amplitude relative AR

2.2.4.1. Paramètres des phases.

La figure 25 (en bas) représente:

1° la courbe obtenue en portant en abscisses l'heure de début et de la fin des phases, et en ordonnées, la consommation d'oxygène moyenne au cours des phases correspondantes. La surface définie ainsi pour chaque phase est égale au volume total d'oxygène consommé pendant cette phase. Cette courbe représente la trame fondamentale des variations de la consommation d'oxygène dans le temps.

2° le diagramme qui reporte les limites temporelles des phases et qui en précise la nature selon le code suivant:

- blanc pour les phases diurnes (D)
- noir pour les phases nocturnes (N)
- hachures inclinées vers la droite pour les phases intermédiaires où le métabolisme augmente (ND)
- hachures inclinées vers la gauche pour les phases intermédiaires où le métabolisme décroît (DN).

2.2.4.2. Paramètres du cycle nycthéral.

Les paramètres du cycle nycthéral (amplitude et durée) peuvent être définis de plusieurs manières.

2.2.4.2.1. Amplitude.

Nous distinguons l'amplitude absolue (AA) et l'amplitude relative (AR). Nous avons choisi deux manières pour les définir:

1° l'amplitude absolue AA est égale à la différence entre les consommations d'oxygène moyennes au cours de la phase diurne et de la phase nocturne qui la suit. L'amplitude relative AR est égale à l'amplitude absolue rapportée à la consommation d'oxygène moyenne au cours de la phase nocturne et exprimée en pour 100:

$$(35) \quad AA = \overline{\dot{V}_{O_2}} (D) - \overline{\dot{V}_{O_2}} (N)$$

$$(36) \quad AR = \frac{AA \cdot 100}{\overline{\dot{V}_{O_2}} (N)}$$

2° l'amplitude absolue AA_o est égale à la différence entre la consommation d'oxygène moyenne au cours de la phase diurne et la consommation d'oxygène moyenne $\overline{\dot{V}_{O_2}} (N')$ au cours de la phase nocturne, calculée sans tenir compte des périodes où se manifestent des variations rapides et de grande amplitude de la consommation d'oxygène (cf. 2.3.3.2.1.). La justification de cette manière de définir l'amplitude absolue sera expliquée plus loin (cf. 2.3.3.2.3.).

$$(37) \quad AA_o = \overline{\dot{V}_{O_2}} (D) - \overline{\dot{V}_{O_2}} (N')$$

L'amplitude relative AR_o est égale à:

$$(38) \quad AR_o = \frac{AA_o \cdot 100}{\overline{\dot{V}_{O_2}} (N')}$$

2.2.4.2.2. Durée.

Nous avons choisi deux repères temporels dans la variation nycthémérale de la consommation d'oxygène pour déterminer le début d'un cycle nycthéméral (Fig. 25, en haut):

1° le point A, déterminé par l'intersection des prolongements des segments de droite correspondant aux phases D_1 et N_1 . La fin du cycle qui commence en A se termine en B qui est déterminé par l'intersection des prolongements des segments de droite correspondant aux phases D_2 et N_2 . La durée du cycle est égale à τ_1 .

Les points A et B correspondent à l'instant théorique où l'abeille passe de son état diurne à son état nocturne.

2° le point C, déterminé par le début de la phase N_1D_2 . La fin du cycle commençant à cet instant se termine en D, c'est-à-dire au début de la phase N_2D_3 . La durée de ce cycle est égale à τ_2 .

2.3. RESULTATS OBTENUS SUR L'ABEILLE BUTINEUSE ISOLEE.

2.3.1. Généralités.

Les figures 27, 28, 29, 30 et 31 représentent, en fonction du temps, l'évolution de la consommation d'oxygène, exprimée en $\mu l \cdot h^{-1}$ et par animal, aux cinq températures étudiées. A chaque température nous avons étudié six individus.

A toutes les températures, la consommation d'oxygène présente une variation nycthémérale. Ce rythme est le reflet fidèle du rythme journalier de vie d'une abeille butineuse. A

une température donnée, les résultats sont assez variables d'une expérience à l'autre. On observe la plus grande variabilité aux températures extrêmes de 15°C et de 35°C et la plus faible à 25°C.

Nous analyserons ces résultats successivement sous l'aspect temporel (durée des phases et répartition dans le temps), puis sous l'aspect énergétique (consommation d'oxygène).

2.3.2. Aspect temporel du rythme nycthéral de la consommation d'oxygène.

La figure 32 illustre la situation temporelle et la durée des différentes phases du rythme nycthéral de la consommation d'oxygène aux cinq températures étudiées.

Chaque bande horizontale élémentaire correspond à un individu et a été obtenue de la manière décrite au paragraphe 2.2.4.1.

A partir de ces données, nous pouvons étudier la situation des phases dans le temps, la durée du cycle nycthéral, ainsi que la durée respective des phases.

Dans l'ensemble, on observe une grande analogie dans les résultats obtenus aux cinq températures aussi bien du point de vue de la durée des phases que de leur localisation dans le temps. Pourtant dans le détail, les différences entre deux individus peuvent être très grandes.

2.3.2.1. Situation des phases dans le temps.

1° Le fait le plus frappant est le contraste entre la grande dispersion du début des phases nocturnes dans le temps et l'heure relativement précise de la fin de ces phases aux trois tem-

pératures suivantes: 20, 25 et 30°C. A ces températures, la fin des phases nocturnes se situe toujours aux environs de 6 heures du matin, sauf dans le cas de la phase N₂ à 20°C qui se termine déjà en moyenne à 5 heures du matin.

A 15°C et à 35°C, par contre, la fin des phases nocturnes est aussi variable.

Remarquons que ces deux températures extrêmes ont une signification particulière pour l'abeille: 35°C est la température de la ruche en été au niveau du couvain (WOHLGEMUTH, 1957) (106) et la température de 15°C est seulement supérieure de quelques degrés aux températures auxquelles l'abeille seule reste immobile si on ne la dérange pas (FREE et SPENCER-BOOTH, 1960) (107). Nous verrons plus loin que le métabolisme énergétique présente également des caractéristiques particulières à ces deux températures.

Il apparaît donc que dans la zone de température comprise entre 20 et 30°C, la fin de la phase nocturne de l'abeille est le repère temporel le mieux défini dans le temps.

Comme nous le justifions plus loin (cf. 2.3.3.2.2.), la fin de la phase nocturne correspond au début de l'activité locomotrice de l'abeille dans la chambre respiratoire. Celle-ci persiste jusqu'au début de la phase nocturne qui est une phase de repos de l'abeille. L'heure locale du début d'activité correspond donc assez bien avec l'heure à laquelle les butineuses commencent à quitter la ruche pour effectuer le travail de récolte (SCHUA, 1952) (108).

On peut se demander pourquoi le début de la phase d'activité est mieux défini dans le temps que sa fin. Cette observation générale, faite chez de nombreuses autres espèces animales aussi bien diurnes que nocturnes en enregistrant le rythme de

leur activité locomotrice (cf. Cold Spring Harbor Symposia, 1960 (109); cf. HARKER, 1964 (110); cf. ASCHOFF, 1965 (111)) semble indiquer que le couplage entre les manifestations de la vie de relation de l'animal et l' "horloge interne" (BÜNNING, 1958) (112) est plus lâche pendant la phase active de l'animal que pendant la phase de repos.

2° Sauf à 35°C, le début des phases D_1N_1 et N_1 est plus tardif que le début des phases correspondantes D_2N_2 et N_2 . Ce fait est le plus marqué à 20°C. Il est probablement à mettre en rapport avec l'effet de la mise en expérience de l'animal qui peut entraîner un déphasage du rythme nycthéral. Des effets de ce genre sont couramment observés.

L'absence de déphasage à 35°C peut être dû au fait qu'à cette température les conditions expérimentales se rapprochent le plus des conditions de la ruche, ce qui aurait comme conséquence de limiter l'effet de la mise en expérience de l'animal.

2.3.2.2. Durée du cycle nycthéral.

Les résultats sont consignés dans le tableau VI.

1° Cycle nycthéral A-B

L'étude de la durée τ_1 du cycle nycthéral A-B (cf. 2.2.4.2.2.) permet de se faire une idée de l'importance du déphasage provoqué par la mise en expérience.

La durée τ_1 est systématiquement inférieure à 24 heures sauf à 35°C. Le déphasage est du même ordre de grandeur entre 15 et 30°C quoiqu'à 20°C, il soit parfois plus accentué.

Ce déphasage provient essentiellement de l'allongement de la durée de la phase D_1 qui suit la mise en expérience de l'animal. La différence entre les durées moyennes des cycles C-D et

A-B permet d'évaluer à 2 heures environ le retard introduit par la mise en expérience sur la fin de la phase D_1 .

2° Cycle nycthémeral C-D

La fin de la phase nocturne étant particulièrement bien définie dans le temps, nous avons choisi ce repère comme début de cycle nycthémeral pour estimer la durée de ce dernier au cours de la deuxième partie de l'expérience (durée τ_2 , cycle C-D, cf. 2.2.4.2.2.). Le tableau VI montre que τ_2 est pratiquement égal à 24 heures à toutes les températures.

Le déphasage initial est donc corrigé très rapidement. La dispersion des valeurs de τ_2 est la même entre 20 et 35°C. Elle est cependant assez grande (écart-type d'environ 1 heure).

A 15°C, nous avons pu déterminer τ_2 que dans quatre expériences car dans ces deux cas l'abeille était encore dans la phase N_2 au moment de la fin de l'expérience (cf. 2.3.2.3.). Les valeurs relevées sont les suivantes:

19,5	20	26	27,3	(en heures)
------	----	----	------	-------------

Leur dispersion est très grande. A cette température, la durée du cycle nycthémeral devient donc très labile.

Nos expériences sont évidemment trop courtes pour faire une estimation précise de la période du cycle nycthémeral, c'est pourquoi nous avons préféré utiliser le terme de "durée du cycle nycthémeral". Il est cependant frappant de constater que d'un individu à l'autre, cette durée est variable, mais qu'en moyenne la durée du cycle C-D est égale à 24 heures. LOWE et coll. (1967) (113) montrent des faits semblables en déterminant la période spontanée du rythme nycthémeral de l'activité locomotrice de deux espèces, le lézard vénineux de l'Arizona (Heloderma suspectum) et le rat kangourou

(Dipodomys merriami) qu'ils placent en expérience dès leur capture dans le milieu naturel. D'un individu à l'autre, la période varie, mais au niveau de la population, elle est égale en moyenne à 24 heures.

Nos expériences sur l'apparition du rythme nycthéméral de la consommation d'oxygène de l'abeille (STUSSI et HARMELIN, 1966a (114), 1966b (115); STUSSI, 1967a (116)) montrent également la grande variabilité de la durée du cycle nycthéméral d'un individu à l'autre, mais en faisant la moyenne de toutes les valeurs mesurées de la durée des cycles, on trouve la valeur de $23,9 \pm 0,9$ (') (N = 6) (STUSSI et HARMELIN, 1966b (117); STUSSI, 1967a (118)).

Il y a donc une opposition entre la grande variabilité interindividuelle de la période du rythme nycthéméral, comme nous venons de le voir, et la faible variabilité de la durée de l'ensemble des cycles nycthéméraux successifs chez un même individu telle que l'ont observée de très nombreux auteurs.

2.3.2.3. Durée des phases.

Le tableau VII contient les moyennes et les écarts-types de la durée des différentes phases aux cinq températures étudiées.

1° Généralités.

On est frappé tout d'abord par l'importance relative des phases diurnes et nocturnes par rapport à celle des phases intermédiaires. Ce fait est particulièrement marqué à 25 et à 30°C

(') Erreur-type

où les phases intermédiaires sont extrêmement courtes. Aux trois autres températures, les phases intermédiaires sont plus longues: parallèlement les phases nocturnes et diurnes sont plus courtes: ce fait est particulièrement marqué à 20°C où les phases N_1 et D_2 peuvent être très courtes.

2° A 15°C, il n'a été possible de déterminer la durée de la phase N_2 que dans quatre expériences sur six: dans deux cas, l'abeille était encore dans cette phase à la fin de l'expérience. Le même fait s'est produit dans un cas à 35°C. Les autres durées relevées à 15°C sont les suivantes:

4,8 10,5 13,0 16,1 (en heures)

Elles sont très différentes les unes des autres.

3° Comparaison des phases N_1 et N_2

Entre 20 et 30°C, la durée de la phase N_2 est plus grande, quoique cela soit moins net à 30°C.

L'analyse factorielle des 6 groupes de valeurs obtenues pour les deux phases nocturnes aux trois températures de 20, 25 et 30°C montre qu'il y a une différence significative entre ces groupes ($F_{EG} = 4,23^{**}$, $k = 6$, $N = 36$) et que cette différence est liée exclusivement aux deux phases nocturnes considérées ($F_{\text{phase nocturne}} = 14,1^{**}$, $k = 2$, $N = 36$).

A 35°C, les durées des deux phases sont les mêmes. A 15°C, la comparaison est difficile à cause du manque de données de la phase N_2 . Remarquons cependant que ce manque est en lui-même significatif: la phase N_2 est moins bien définie dans le temps que la phase N_1 à cette température.

La différence des durées de deux phases N_1 et N_2 entre 20 et 30°C est probablement en rapport avec l'effet de la mise en expérience: il semble que le déphasage introduit soit corrigé par un raccourcissement de la phase N_1 .

Cette hypothèse est confirmée par le fait que la durée du cycle C-D est de l'ordre de 24 heures (cf. 2.3.2.2.).

4° Durée relative de la phase de repos nocturne dans le cycle nycthéméral.

La phase nocturne étant une phase de repos (cf. 2.3.3.2.3.), il était intéressant de connaître sa durée relative par rapport à la durée de la phase d'activité de l'abeille au cours d'un cycle nycthéméral normal.

Comme le cycle nycthéméral C-D est pratiquement égal à 24 heures (cf. 2.3.2.3.) et que la phase N_2 dure environ 12 heures entre 20 et 30°C, la phase d'activité de l'abeille est donc sensiblement de même durée que la phase de repos. Nous avons obtenu un résultat semblable en étudiant à 30°C l'évolution de la consommation d'oxygène d'abeilles en croissance entre la fin du stade nymphal et les premiers huit jours du stade imaginal (STUSSI et HARMELIN, 1966b (119); STUSSI, 1967a (120)).

5° Comparaison des phases intermédiaires.

Les trois phases intermédiaires sont les plus longues à 20 et à 35°C, les plus courtes à 25 et à 30°C, et de durées intermédiaires à 15°C.

La phase N_1D_2 est la plus courte des trois, à toutes les températures, sauf à 35°C; elle est même extrêmement courte à 25 et 30°C. Le début bien défini de la phase d'activité est donc suivi par une augmentation rapide du niveau d'activité.

Les durées des phases D_1H_1 et D_2N_2 sont semblables si on les compare à même température.

2.3.3. Aspect énergétique du rythme nycthéral.

L'analyse quantitative de l'aspect énergétique du rythme nycthéral de la consommation d'oxygène de l'abeille implique l'étude des phases diurnes, des phases nocturnes et des phases intermédiaires. Comme ces dernières ne représentent qu'une durée limitée dans le cycle nycthéral (cf. 2.3.2.3.), nous insisterons surtout sur les phases diurnes et nocturnes.

Les tableaux VIII, IX et X contiennent respectivement les consommations d'oxygène moyennes des phases diurnes, nocturnes et des phases intermédiaires.

2.3.3.1. Etude des phases diurnes.

La figure 33 représente les valeurs individuelles de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille butineuse isolée au cours de la phase D_1 (croix) et au cours de la phase D_2 (cercles pleins) en fonction de la température ambiante. Chaque symbole correspond à une expérience.

1° Phase diurne D_1

La consommation d'oxygène (Fig. 33, croix) augmente de façon pratiquement linéaire quand la température ambiante baisse de 35 à 15°C. Entre 20 et 15°C, on note cependant un petit changement de pente. L'augmentation de la consommation d'oxygène par degré d'abaissement de la température ambiante est en moyenne de $256 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ entre 35 et 15°C. Exprimée par rapport au métabolisme énergétique moyen à 35°C, cette augmentation est de 26 pour 100 par degré.

La dispersion des valeurs est pratiquement la même à toutes les températures étudiées. Ces faits confirment les résultats antérieurs (HEUSNER et STUSSI, 1964; HEUSNER et ROTH, 1962 (121)).

2° Phase diurne D₂

Au cours de la phase D₂ l'évolution de la consommation d'oxygène en fonction de la température ambiante est différente (Fig. 33, cercles pleins):

- a) on observe un maximum entre 20 et 25°C;
- b) la consommation d'oxygène augmente quand la température ambiante baisse de 35 à 25°C; les valeurs enregistrées à ces températures sont égales à celles obtenues au cours de la phase D₁;
- c) la dispersion des valeurs augmente de 30 à 15°C pour devenir très grande à 15°C: à cette température, les valeurs se répartissent en deux groupes nettement distincts: dans l'un des deux groupes (2 valeurs), la consommation d'oxygène atteint presque le niveau enregistré au cours de la phase D₁; dans l'autre groupe (4 valeurs), elle est nettement plus faible: la moyenne de ces quatre valeurs est de $1.962 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ par abeille; cette valeur est pratiquement trois fois plus faible que la consommation d'oxygène moyenne enregistrée au cours de la phase D₁ à la même température. Elle reste cependant environ deux fois plus élevée que la consommation d'oxygène enregistrée à 35°C au cours des deux phases diurnes.

A 20°C, la consommation d'oxygène enregistrée au cours de la phase D₂ est également plus faible que celle enregistrée pendant la phase D₁. Cette diminution du métabolisme est cepen-

dant nettement moins marquée qu'à 15°C. On devine aussi la présence de deux groupes de valeurs: les 4 valeurs les plus élevées atteignent pratiquement le niveau enregistré au cours de la phase D_1 alors que les deux autres sont nettement plus faibles.

2.3.3.2. Etude des phases nocturnes.

2.3.3.2.1. Remarques générales.

Le tableau IX contient les valeurs moyennes de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée au cours des phases nocturnes N_1 et N_2 .

Au cours de la phase N_1 , la consommation d'oxygène passe par un minimum à 25°C. A cette température, la dispersion des valeurs est la plus faible. A 15°C la dispersion des valeurs est par contre très élevée, et l'écart-type contient même la valeur de zéro ce qui est biologiquement absurde, car l'animal consomme toujours de l'oxygène.

Au cours de la phase N_2 , la consommation d'oxygène augmente entre 15 et 35°C, sauf à 20°C où elle est nettement plus élevée. A cette température, l'écart-type contient aussi la valeur de zéro.

Ces faits suggèrent que, dans certains groupes de valeurs, la distribution des valeurs individuelles de consommation d'oxygène n'est pas normale.

Ceci se confirme lorsqu'on examine la figure 34: elle représente les valeurs individuelles de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille butineuse isolée au cours de la phase N_1 (croix) et au cours de la phase N_2 (cercles pleins) en fonction de la température ambiante. Chaque symbole correspond à une expérience.

Cette figure montre que:

1° la majorité des valeurs se situe autour d'une ligne dont la pente augmente de manière pratiquement exponentielle quand la température augmente de 15 à 35°C;

2° les 4 valeurs qui s'écartent le plus de cette ligne se trouvent aux deux températures les plus basses: 15 et 20°C. De plus, trois de ces valeurs se rapportent à la phase N_1 ;

3° la dispersion des valeurs est plus faible au cours de la phase N_2 , en particulier à 15, 30 et 35°C;

4° à 25°C, la dispersion des valeurs est la plus faible dans les deux phases nocturnes.

L'examen des figures 2/ à 31, qui montrent l'évolution de la consommation d'oxygène de chaque abeille en fonction du temps et aux différentes températures, permet de comprendre la dispersion des valeurs nocturnes.

En effet, ces figures montrent:

1° qu'à 30 et 35°C, la variabilité des valeurs obtenues au cours de la phase N_1 est essentiellement due à une variabilité du niveau général du métabolisme énergétique nocturne (fig. 30 et 31);

2° qu'à 15 et 20°C, par contre, la dispersion des valeurs provient du fait que la phase nocturne est interrompue par des variations de très grande amplitude, mais de courte durée (1 heure environ), de la consommation d'oxygène (fig. 27 et 28). La phase nocturne peut donc comprendre deux catégories de valeurs, les unes faibles et les autres élevées, qui n'ont pas la même signification physiologique. On peut penser que les valeurs les plus élevées correspondent à des phases où

l'activité de l'animal est élevée et les valeurs les plus faibles à des phases où l'animal est beaucoup moins actif. Pour éprouver cette hypothèse, nous avons enregistré simultanément la consommation d'oxygène et l'activité musculaire de l'abeille.

2.3.3.2.2. Enregistrement simultané de la consommation d'oxygène et de l'activité musculaire de l'abeille isolée.

La figure 35 montre les différents éléments de l'actographe que nous avons construit (STUSSI et HEUSNER, 1963b) (122).

L'abeille est placée dans une cage circulaire dont la paroi verticale est en cire d'abeille. Cette cage est fermée en haut et en bas par une moustiquaire en plastique. Elle est suspendue à un axe horizontal et comporte, dans un plan perpendiculaire à cet axe, une tige munie de deux pointes en argent diamétralement opposées. Les déplacements de l'abeille dans la cage modifient le centre de gravité du système: il en résulte un mouvement de bascule de la cage autour de son axe de suspension. L'amplitude de ce mouvement est limitée de chaque côté de l'axe par un butoir en argent placé en dessous de chaque pointe. La hauteur des butoirs est réglable et l'angle d'oscillation maximum de la cage est de 5° .

Les pointes établissent avec leur butoir correspondant des contacts électriques détectés par un dispositif électronique constitué par deux circuits identiques et indépendants. Chaque circuit comprend un transistor OC 72 monté en émetteur commun, dont le courant collecteur alimente la bobine d'un signal de Despretz. Le point milieu M est relié aux deux pointes d'argent. Le point A est relié à l'un des butoirs, le point B à l'autre (cf. fig. 35). Lorsque M entre en contact

soit avec A, soit avec B, la base se trouve au même potentiel que l'émetteur, le courant collecteur devient nul et la bobine n'est plus excitée. La rupture du contact MA ou du contact MB rétablit la situation initiale. Les condensateurs C_1 et C_2 jouent le rôle de filtres passe-bas.

Ce dispositif distingue les contacts se produisant d'un côté de la cage de ceux se produisant de l'autre côté. Il permet de différencier l'activité locomotrice proprement dite de l'activité musculaire non liée aux déplacements: en effet, si l'abeille se déplace dans la cage, les contacts électriques se produisent des deux côtés. Si l'abeille effectue sur place des mouvements de grattage, d'essuyage, etc., la cage ne bascule pas et les contacts électriques ne se font que d'un côté.

On augmente l'amplitude de l'inscription du tracé actographique sur le cylindre enfumé en remplaçant la plume inscriptrice de Despretz par une lame élastique d'argent.

Pour faire une mesure simultanée de l'activité musculaire et de la consommation d'oxygène, il suffit de recouvrir l'ensemble du dispositif par une cloche en verre s'adaptant sur le bouchon support et communiquant avec les autres organes du respiromètre (cf. 1.6.3.1.1. et fig. 20).

Résultats.

La figure 36 reproduit un enregistrement simultané de la consommation d'oxygène et de l'activité musculaire d'une abeille isolée, placée à 30°C.

On reconnaît le rythme nycthéral de la consommation d'oxygène. Au cours de la première phase diurne qui dure jusque vers 19 heures, la consommation d'oxygène est de $2.230 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et par abeille. Cette valeur se situe au milieu des autres

valeurs de consommation d'oxygène que nous avons enregistrées au cours de la phase D_1 à 30°C (cf. Fig. 33 et Tableau VIII). Parallèlement on observe un enregistrement actographique ininterrompu au niveau des deux plumes inscriptrices.

Au cours de la deuxième phase diurne qui débute un peu après 3 heures du matin, la consommation d'oxygène atteint le même niveau que celui de la phase D_1 et augmente même après 12 heures. Pendant cette phase on note également un enregistrement actographique au niveau des deux plumes.

Pendant les phases diurnes l'abeille se déplace donc continuellement dans la cage, ce qui explique la consommation d'oxygène élevée de l'abeille.

Au cours de la phase nocturne (phase N_1) la consommation d'oxygène est faible et pratiquement constante ($175 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et par abeille) sauf entre 1 et 2 heures du matin où elle est plus élevée ($1.000 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$). Lorsque la consommation d'oxygène est faible, on observe un enregistrement actographique discontinu, mais au niveau d'une seule plume seulement.

Comme la consommation d'oxygène est la même, qu'il y ait inscription au niveau d'une seule plume ou aucune inscription du tout, il est probable que l'enregistrement actographique ne reflète pas des mouvements de l'abeille, mais plutôt des vibrations très fines de la cage probablement dues aux ventilateurs qui homogénéisent l'air du thermostat; selon la position de l'abeille, la cage repose à peine sur le butoir en argent: un déplacement minime de l'abeille peut modifier l'équilibre de la cage et provoquer l'arrêt de cet enregistrement parasite.

Par contre, lorsque la consommation d'oxygène est élevée entre 1 et 2 heures, on note un enregistrement actographique au niveau des deux plumes: l'abeille s'est donc déplacée continuellement pendant cette heure.

Nous pouvons conclure de cette expérience que la consommation d'oxygène faible et pratiquement constante de l'abeille pendant la phase nocturne correspond à la dépense d'énergie de l'abeille dans un état de repos quasi complet: lorsque la consommation d'oxygène dépasse $175 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$, l'abeille No 193a présente une activité musculaire qui, la plus fréquemment, est une activité locomotrice.

Nous avons fait des expériences du même type à d'autres températures. Les résultats sont semblables à ceux que nous venons de rapporter: aux consommations d'oxygène les plus faibles correspond toujours une absence d'activité locomotrice.

2.3.3.2.3. Distinction entre les valeurs faibles (repos) et les valeurs élevées (activité) de la consommation d'oxygène nocturne de l'abeille.

Les expériences précédentes nous conduisent à rechercher dans chaque expérience la valeur de la consommation d'oxygène la plus faible enregistrée au cours des 45 heures de mesure, car nous savons maintenant que cette valeur est la meilleure estimation possible de la consommation d'oxygène de repos de l'abeille à la température considérée. Nous pourrions donc comparer ces valeurs minimales à la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille au cours de l'ensemble de la phase nocturne pour voir s'il existe une relation entre ces deux catégories de valeurs.

Le tableau IX contient les valeurs moyennes et les écarts-types de la consommation d'oxygène minimum en fonction de la température ambiante. La figure 37 représente les valeurs

individuelles enregistrées aux mois de mai-juin (cercles pleins) (').

La consommation d'oxygène minimum augmente avec la température. Entre 15 et 25°C, l'augmentation est cependant moins marquée qu'entre 25 et 35°C.

Nous avons calculé à l'aide de la relation (39):

$$(39) \quad \log Q_{10} = \frac{10}{\Theta_2 - \Theta_1} \cdot \log \frac{Q_2}{Q_1}$$

(cf. PRECHT et coll., 1955) (123)

et à l'aide des valeurs moyennes de la consommation d'oxygène minimum du tableau IX, les Q_{10} suivants:

$$\text{entre 15 et 35°C} \quad Q_{10} = 1,75$$

$$15 \text{ et } 25^\circ\text{C} \quad Q_{10} = 1,62$$

$$15 \text{ et } 35^\circ\text{C} \quad Q_{10} = 1,89$$

L'augmentation de la consommation d'oxygène minimum en fonction de la température suit donc pratiquement la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS, en particulier entre 25 et 35°C. Entre 15 et 25°C, le Q_{10} est un peu plus faible que les valeurs généralement admises pour le Q_{10} et qui sont de l'ordre de 2 à 3.

La relation particulière entre la consommation d'oxygène minimum et la température ambiante est une preuve indirecte que la consommation d'oxygène minimale de l'abeille à une température donnée est une assez bonne approximation de la dépense énergétique de l'abeille au repos.

(') Les valeurs d'hiver sont également représentées, sur cette figure, par des croix.

En examinant les figures 34 et 37, on constate que les valeurs individuelles les plus basses de la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille butineuse au cours des phases N_1 et N_2 sont très voisines de la consommation d'oxygène minimum de l'abeille à la même température.

Cette comparaison montre que pendant la phase nocturne, l'abeille butineuse est, en général, au repos. Cela est particulièrement vrai en ce qui concerne la phase N_2 . Au cours de la phase N_1 , l'abeille entre plus fréquemment en activité, ce qui se traduit par une augmentation parfois considérable de la consommation d'oxygène moyenne au cours de toute la phase par rapport à la consommation d'oxygène minimum à la même température.

En tenant compte de l'ensemble des résultats précédents, on peut faire une estimation de la consommation d'oxygène nocturne moyenne de l'abeille correspondant aux moments de la nuit pendant lesquels l'abeille est restée à peu près au repos: pour faire l'estimation de ce niveau moyen nocturne "faible" ($\dot{V}_{O_2} (N')$) du métabolisme énergétique, il faut ne pas tenir compte des valeurs nocturnes élevées de la consommation d'oxygène. Cependant, nous avons fait cette estimation seulement lorsque cela nous semblait justifié, en particulier dans les cas où la consommation d'oxygène nocturne de l'abeille augmente brutalement pendant peu de temps pour atteindre des valeurs très supérieures à la consommation d'oxygène minimum. Nous avons fait l'estimation du niveau nocturne faible pour certaines phases nocturnes N_1 (2 cas à 15°C, 1 cas à 20°C, 1 cas à 30°C) et pour une phase N_2 à 20°C.

Les valeurs estimées du niveau nocturne faible $\dot{V}_{O_2} (N')$ dans chaque cas individuel sont alors mélangées avec

les valeurs moyennes de la consommation d'oxygène moyenne $\bar{V}_{O_2(N)}$ au cours de toute la phase, mesurées dans les autres expériences faites à la même température. En faisant la moyenne de ces deux types de valeurs, on obtient les chiffres consignés dans le tableau IX sous la rubrique "niveau nocturne faible". On constate que le niveau moyen nocturne faible du métabolisme énergétique au cours des deux phases nocturnes est un peu supérieur au métabolisme énergétique minimum à la même température.

Ces résultats confirment que le métabolisme nocturne de l'abeille butineuse est pratiquement toujours voisin du métabolisme énergétique de repos.

2.3.3.3. Etudes des phases intermédiaires.

Les valeurs moyennes de la consommation d'oxygène au cours des phases intermédiaires sont consignées dans le tableau X. Les résultats obtenus appellent les remarques suivantes:

1° la dispersion des valeurs est très grande;

2° la relation entre le niveau moyen du métabolisme énergétique et la température ambiante est:

a) dans le cas de la phase D_1N_1 : du même type que celle observée pour la phase D_1 , mais l'augmentation de la consommation d'oxygène par degré d'abaissement de température est seulement de $90 \mu l \cdot h^{-1}$ entre 35 et 15°C.

b) dans le cas de la phase D_2N_2 : du même type que celle observée pour la phase D_1N_1 , sauf à 15°C où le niveau moyen est plus bas. Ce fait est en rapport avec la diminution du niveau moyen de la phase D_2 à 15°C.

c) dans le cas de la phase $N_{1-2}D_2$: sans caractéristiques précises.

3° A une température donnée, la consommation d'oxygène de l'abeille au cours de phases intermédiaires est nettement inférieure à celle enregistrée au cours des phases diurnes, et nettement supérieure au niveau nocturne faible du métabolisme énergétique.

2.3.4. Discussion.

Nous limiterons la discussion:

1° à quelques remarques générales quant à la dynamique des variations de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée aux différentes températures.

2° à la comparaison de nos valeurs à nos résultats antérieurs (HEUSNER et STUSSI, 1964) (124).

3° à la comparaison de nos valeurs à celles de la littérature.

Nous analyserons dans la discussion générale (troisième partie) les rapports entre les observations que nous avons faites sur l'abeille isolée et la physiologie de la ruche d'une part et la physiologie générale d'autre part.

Par ailleurs, remarquons que nous avons exprimé toutes nos valeurs de consommation d'oxygène en $\mu l \cdot h^{-1}$ et par abeille. Nous avons également utilisé cette unité pour comparer nos valeurs à celles des autres auteurs. Nous justifions au paragraphe 2.4.4.2. le choix de ce mode d'expression de la consommation d'oxygène.

2.3.4.1. Remarques générales au sujet de la dynamique des variations de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée, placée à différentes températures.

1° Les résultats obtenus au cours de la phase D₁ confirment nos recherches antérieures (HEUSNER et STUSSI, 1964) (125): au cours de cette phase, l'abeille isolée réagit à l'abaissement de température par une augmentation de son métabolisme énergétique. Ce fait rappelle la réponse de thermogénèse au froid des homéothermes, placés à des températures inférieures à la température de neutralité thermique (GIAJA, 1938 (126); BRODY, 1945 (127)). La réaction de thermogénèse au froid de l'abeille isolée sera discutée amplement au paragraphe 3.3.1. dans un cadre plus général.

2° Au cours de la phase nocturne, nous observons dans nos nouvelles expériences un fait nouveau: aux basses températures, l'abeille peut aussi réagir au froid pendant la nuit. Cette réaction est cependant rare et dure peu de temps. La plupart du temps, l'abeille se comporte la nuit essentiellement comme un poïkilotherme.

3° La différence entre le métabolisme énergétique diurne et nocturne est liée au cycle nycthéméral de l'activité locomotrice de l'abeille isolée dans la chambre respiratoire. La poïkilothermie nocturne est liée à l'état de repos de l'abeille pendant la nuit.

4° La réaction de thermogénèse au froid s'affaiblit rapidement aux basses températures (15 et 20°C) mais davantage à 15°C. Parallèlement, on observe une labilité beaucoup plus grande du rythme nycthéméral. Remarquons que l'on note déjà

au cours de la phase D_1 un changement de la pente de thermogénèse à 15°C ; à cette température, l'abeille atteint déjà la limite de sa capacité thermogénétique.

L'ensemble des remarques précédentes se traduit par les variations de l'amplitude du rythme nycthéméral en fonction de la température et du temps.

Dans la majorité des cas nous utilisons la première définition de l'amplitude absolue et relative qui sont données respectivement par les relations (35) et (36). Dans les expériences où nous avons déterminé le niveau nocturne faible de la consommation d'oxygène, nous utilisons la deuxième définition des amplitudes absolue et relative qui sont données respectivement par les relations (37) et (38), car dans ces cas le niveau nocturne faible est plus représentatif de la phase nocturne.

Les résultats sont consignés dans le tableau XI.

Lorsque l'on considère le premier nycthémère qui suit le début de l'expérience (phases D_1 et N_1), l'amplitude absolue et relative du rythme nycthéméral augmente quand la température ambiante baisse, alors que si l'on considère le second nycthémère (phases D_2 et N_2), ces deux amplitudes passent par un maximum entre 20 et 25°C . En comparant les amplitudes absolues et relatives relevées dans les deux nycthémères successifs, on observe qu'elles sont les mêmes à une température donnée entre 25 et 35°C alors qu'elles diminuent à 15 et à 20°C .

A ces deux températures, le métabolisme énergétique est encore plus faible au cours de la troisième journée d'expérience, comme nous l'ont montré quelques expériences de durée supérieure à 48 heures. La figure 12 illustre ce fait. Elle

représente la consommation d'oxygène d'une abeille isolée, placée à 15°C: on constate que la consommation d'oxygène est très élevée pendant une durée très courte au cours de la troisième journée (entre 15 et 17 heures). Le quatrième jour d'expérience, elle augmente à nouveau à 9 heures, c'est-à-dire pratiquement 48 heures après le début de la phase D₂. Cette expérience illustre particulièrement bien la labilité du rythme nycthéral à 15°C.

La figure 1 illustre également la réduction du métabolisme énergétique de l'abeille au cours de trois phases diurnes successives. Cette expérience a été faite sur un groupe de 10 abeilles, placées à 20°C.

Enfin, remarquons qu'à 25°C, la variation nycthérale de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée est particulièrement homogène d'une expérience à l'autre. La température de 25°C serait-elle optimale pour l'activité d'une butineuse?

2.3.4.2. Comparaison de nos valeurs avec nos résultats antérieurs.

Dans nos recherches antérieures (HEUSNER et STUSSI, 1964) (128), nous avons découpé le cycle nycthéral en deux phases seulement: une phase diurne qui grosso modo correspond à l'ensemble des phases ND, D et DN et une phase nocturne qui correspond à peu près à la phase N.

La différence de découpage du cycle nycthéral entraîne des modifications des valeurs moyennes de la consommation d'oxygène au cours des différentes phases: ceci explique pourquoi les valeurs publiées antérieurement (HEUSNER et STUSSI, 1964) (129) sont plus faibles dans le cas des phases diurnes,

et au contraire, plus élevées dans le cas de la phase nocturne.

Cependant, la différence que nous observons à 35°C s'explique autrement. En effet, nos expériences récentes ont été faites en mai-juin, alors que nos expériences antérieures ont été faites en août.

Nous avons refait une série de 6 expériences à 35°C entre le 27 et le 31 Juillet. Les résultats sont illustrés par la figure 38. On constate que la consommation d'oxygène de l'abeille à cette époque de l'année et à cette température est beaucoup plus faible que celle que nous avons enregistrée quelques mois plus tôt (fig. 31). De plus, le cycle nycthéméral de la consommation d'oxygène est beaucoup moins marqué. C'est pourquoi nous avons découpé le cycle nycthéméral de la consommation d'oxygène en deux phases seulement, de durée égale dans chaque expérience. Le découpage est fait après examen de l'aspect global donné par la figure 38.

1ère phase diurne : de 12 à 13 h: $\overline{\dot{V}_{O_2}} = 556 \pm 134 \mu l \cdot h^{-1}$

1ère phase nocturne : de 18 à 6 h: $\overline{\dot{V}_{O_2}} = 354 \pm 141 "$

2ème phase diurne : de 6 à 21 h: $\overline{\dot{V}_{O_2}} = 507 \pm 135 "$

2ème phase nocturne : de 21 à 6 h: $\overline{\dot{V}_{O_2}} = 382 \pm 97 "$

La consommation d'oxygène moyenne au cours de toute l'expérience (45 heures) est égale à $443 \pm 109 \mu l \cdot h^{-1}$.

Les valeurs obtenues de cette manière et à la fin du mois de Juillet à 35°C sont du même ordre de grandeur que celles que nous avons publiées antérieurement.

On peut se demander si la différence que nous observons entre les valeurs mesurées d'une part en mai-juin, et de l'autre en août, n'est pas due à la différence de l'état du cou-

vain entre ces deux moments de la période estivale. On sait, en effet, que le couvain a son développement maximum en mai-juin et qu'il diminue notablement en quantité après le 15 Juillet (ZANDER, 1944) (129).

2.3.4.3. Comparaison de nos valeurs à celles de la littérature.

2.3.4.3.1. Position du problème.

C'est en 1909 que Marie PARHON (130) a montré pour la première fois que la consommation d'oxygène de l'abeille augmente quand la température ambiante baisse entre 35 et 10°C et que la dépense d'énergie des abeilles placées à basse température est très élevée. Elle rapproche déjà les propriétés métaboliques de l'abeille à celles des homéothermes.

Nous reproduisons dans le tableau XII les valeurs moyennes publiées par cet auteur en les exprimant en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et par abeille. Ces mesures ont été effectuées au cours des quatre saisons.

Ce résultat surprenant a été infirmé par STEIDLE (1920, cité par ZANDER, 1921) (131) qui montre au contraire que la production de CO_2 de l'abeille augmente quand la température augmente de 20 à 35°C. Il mesure une production de gaz carbonique:

de 73 $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$	et par abeille	entre 20 et 25°C
de 200 " "	" "	entre 25 et 30°C
de 350 " "	" "	à 35°C.

Si on admet un quotient respiratoire de 1, ces valeurs correspondent à la consommation d'oxygène des abeilles de STEIDLE.

Les valeurs obtenues par STEIDLE sont nettement plus faibles que celles de PARHON à 20 et 30°C; par contre, à 35°C, la différence entre les valeurs de ces deux auteurs est faible.

Le Q_{10} que l'on calcule à partir des valeurs de STEIDLE est de 3,17. L'augmentation du métabolisme énergétique obéit donc pratiquement à la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS. L'interprétation de STEIDLE selon laquelle l'abeille se comporte comme un poïkilotherme est donc justifiée. Mais devant la contradiction entre les valeurs de PARHON et de STEIDLE, ZANDER (1921) (132) pense que les mesures de PARHON sont fausses, car il ne lui paraissait pas compréhensible qu'un insecte présente une réaction de thermogenèse au froid au même titre qu'un homéotherme.

En comparant leurs valeurs de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée à celles de la littérature, KOSMIN et coll. (1932) (133) tombent d'accord avec les résultats de PARHON (1909) (134) et ceux de TAUCHERT (1930) (135), qui avait également mesuré la consommation d'oxygène de l'abeille isolée. Par contre, ils ne comprennent pas la différence entre cet ensemble de résultats et les valeurs de STEIDLE.

Or, ni KOSMIN et coll. (1932) (136) d'une part, ni TAUCHERT (1930) (137) d'autre part, ne semblent prêter attention aux valeurs qu'ils ont mesurées chez l'abeille au repos: or celles-ci sont:

1° beaucoup plus faibles que les valeurs mesurées quand l'abeille est en activité.

2° augmentent avec la température si l'on considère les deux valeurs de repos mesurées par KOSMIN et coll. (1932)(138):

en effet, à 11°C, l'abeille consomme $24 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$

à 18°C, l'abeille consomme $54 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$.

Le Q_{10} calculé à partir de ces deux valeurs est de 2,87.

De plus, si nous calculons le Q_{10} à partir de la valeur obtenue par KOSMIN à 11°C ($24 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$) et la valeur obtenue par STEIDLE à 35°C ($350 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$), on obtient la valeur de 3,06. Cette valeur de Q_{10} montre bien que le métabolisme énergétique de l'abeille obéit également, dans certaines conditions, à la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS et est une preuve indirecte de l'accord entre les observations de STEIDLE et de KOSMIN et coll. (1932) (139).

Pourtant, récemment, on a retrouvé la réaction de thermogénèse au froid chez l'abeille en groupe (FREE et SPENCER-BOOTH, 1958 (140); ROTH, 1964 (141), 1965 (142)) et chez l'abeille isolée (ALLEN, 1959a (143); ROTH, 1964 (144), 1965 (145)).

Nos résultats permettent d'éclairer ces résultats contradictoires, car ils montrent précisément que l'abeille peut se comporter soit comme un homéotherme, soit comme un poïkilotherme, selon la phase du cycle nycthéral: les valeurs les plus élevées, mesurées par les auteurs, correspondent aux phases où l'abeille se comporte comme un homéotherme, c'est-à-dire aux phases diurnes (abeille active), alors que les valeurs les plus faibles correspondent aux phases où l'abeille est poïkilotherme, c'est-à-dire aux phases nocturnes (abeille au repos).

Comme les expériences de PARHON (1909) (146), TAUCHERT (1930) (147), KOSMIN et coll. (1932) (148) et JONGBLOED et WIERSMA (1935) (149) ont été faites le jour, il est compréhensible que ces auteurs aient mesuré des consommations d'oxygène élevées car les abeilles étaient dans leur phase diurne.

Malheureusement, on ne connaît pas les conditions expérimentales de STEIDLE, mais il semble qu'il ait travaillé sur de jeunes abeilles. Or, d'après les travaux de ALLEN (1959a)(150) et nos recherches personnelles non encore publiées, cette catégorie d'abeilles réagit nettement moins au froid que les butineuses.

La comparaison de nos valeurs à celles de la littérature est difficile car les conditions expérimentales et les méthodes employées par les divers auteurs pour estimer le métabolisme énergétique de l'abeille sont très différentes les unes des autres. En particulier, on peut distinguer les mesures effectuées sur l'abeille isolée de celles effectuées sur des groupes d'abeilles.

Nous limiterons ici la comparaison de nos valeurs à celles obtenues par d'autres auteurs sur des abeilles isolées et réservons la comparaison des valeurs mesurées sur des groupes à la fin du chapitre que nous consacrons à l'étude de nos résultats obtenus sur des groupes de 2 et de 10 abeilles (voir chapitre 2.5.). En effet, la comparaison de nos résultats à ceux obtenus sur des groupes d'abeilles par d'autres auteurs nécessite au préalable une étude critique.

Pour comparer nos valeurs à celles de la littérature, il faut donc tenir compte des conditions expérimentales dans lesquelles elles ont été mesurées. Comme la plupart des auteurs ont travaillé au cours de la journée et pendant de courtes durées (1/2 à 2 heures), nous comparons leurs valeurs à celles que nous avons obtenues au cours de la phase D_1 .

Lorsqu'il est précisé que les valeurs sont mesurées sur des abeilles au repos, nous comparons ces valeurs à la consommation d'oxygène minimum que nous avons enregistrée à la même température. Il faut cependant encore faire les deux remarques suivantes:

1° Nous n'avons pas pu comparer nos valeurs à celles mesurées par ALLEN (1959a) (151) car cet auteur exprime ses résultats sous forme de logarithme. Or, l'antilogarithme de la moyenne des logarithmes d'une série de nombres n'est pas égale à la moyenne arithmétique de cette série de nombres, surtout si les valeurs de cette série ne sont pas réparties de manière homogène autour de la moyenne, ce qui semble être le cas des valeurs originales de ALLEN (1959a) (152). L'exemple suivant illustre ce fait:

Consommation d'oxygène moyenne de l'abeille à 15°C au cours de la phase N ₁ $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$	Logarithme de la consommation d'oxygène moyenne
96,3	1,984
78,9	1,898
884,0	2,946
519,0	2,715
78,6	1,896
96,3	1,984
$m = 292,1 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$	$m' = 2,237$

L'antilogarithme de m' est égal à $172,6 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$. Cette valeur est 1,7 fois plus faible que m .

De plus, les conditions expérimentales dans lesquelles ALLEN place ses abeilles nous paraissent très particulières: l'abeille est placée dans un espace aussi restreint que possible pour l'empêcher de se mouvoir.

2° Les chiffres de KOSMIN et coll. (1932) (153) sont extrêmement variables. Ceci est dû au fait que l'abeille est dans des états d'activité très différents: lorsqu'on examine les

chiffres de KOSMIN et coll. dans le détail, on constate que si l'activité de l'abeille atteint un certain niveau (en particulier à partir du moment où l'abeille commence à voler), les valeurs sont les mêmes aux trois températures étudiées par ces auteurs. Dans les expériences de TAUCHERT (1930) (154), la consommation d'oxygène de l'abeille est deux fois plus élevée lorsqu'apparaît l'activité de vol.

Or, dans nos conditions expérimentales, les abeilles ne volent pas, mais se déplacent dans leur cage le long de la paroi de cire et dans un plan horizontal (cf. 2.3.3.2.2.). Elles présentent à toutes les températures ce même type d'activité. Pour comparer nos valeurs à celles de ces deux auteurs, nous n'utilisons donc que les mesures où l'abeille ne vole pas.

2.3.4.3.2. Résultats des comparaisons.

Nous avons transformé, en appliquant les principes classiques de la thermochimie respiratoire (BRODY, 1945 (155); KAYSER, 1963 (156)) les valeurs originales de la littérature.

Le tableau XIII indique les unités originales employées par les différents auteurs et le facteur de transformation par lequel il faut multiplier la donnée originale pour l'exprimer en $\mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ et par abeille.

1° Comparaison des valeurs élevées.

La figure 39 illustre la comparaison. Nous avons porté, en fonction de la température, l'intervalle de confiance de la moyenne de nos valeurs mesurées au cours de la phase D₁ et les valeurs des autres auteurs. Il apparaît que:

a) malgré la discrimination que nous avons faite quant aux valeurs de KOSMIN et coll. (1932) (157), celles-ci restent néanmoins très variables et on remarque difficilement la réaction de thermogenèse au froid.

b) les valeurs de TAUCHERT (1930) (158) par contre sont beaucoup plus homogènes, mais plus élevées que les nôtres.

c) celles de JONGBLOED et WIERSMA (1935) (159) sont également plus élevées, mais ces auteurs précisent que l'abeille vole pendant ce temps: il est curieux de constater que les valeurs trouvées par ces auteurs sont nettement inférieures à celles de KOSMIN et coll. (1932) (160) qui pour des abeilles en vol trouvent des valeurs de l'ordre de 26 à 30.000 $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$. De plus, SOTAVALTA (1954a) (161) trouve pour une abeille qui vole en entraînant un carrousel, des valeurs comprises entre 4.000 et 8.000 $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$.

Les valeurs mesurées par KOSMIN et coll. (1932) (162) chez des abeilles en vol nous semblent très élevées.

d) les valeurs de ROTH (1964 (163), 1965 (164)) sont du même ordre de grandeur que les nôtres quoique certaines soient plus faibles. Elles font bien apparaître la réaction de thermogenèse au froid de l'abeille.

2° Comparaison des valeurs faibles.

Nous avons reporté sur la figure 34 les valeurs faibles mesurées par d'autres auteurs. Les valeurs de KOSMIN et coll. (1932) (165) sont les plus voisines des nôtres, alors que celles de TAUCHERT (1930) (166) et de JONGBLOED et WIERSMA (1935) (167) sont plus élevées: les différences proviennent probablement du fait que les abeilles présentaient tout de

même un peu d'activité: il est, en effet, assez rare que les abeilles soient au repos absolu surtout lorsqu'on fait des mesures de courte durée le jour, comme c'est le cas dans les expériences de ces auteurs.

L'ensemble des comparaisons que nous venons de faire montre qu'en première approximation, nos valeurs ne sont pas en contradiction avec celles de la littérature quand on considère les différences considérables des conditions expérimentales choisies pour l'étude du métabolisme énergétique et qui rendent les comparaisons délicates.

2.4. RESULTATS OBTENUS SUR L'ABEILLE ISOLEE D'HIVER.

Nous adopterons pour l'analyse des résultats obtenus sur l'abeille isolée d'hiver le même plan que celui que nous avons choisi pour l'étude du métabolisme énergétique de l'abeille butineuse en été.

2.4.1. Généralités.

Les figures 40, 41, 42, 43, 44 représentent l'évolution de la consommation d'oxygène, exprimée en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et par animal, en fonction du temps. Nous avons étudié 6 individus à 25, 30 et 35°C, 7 individus à 20°C, et 8 à 15°C.

Comme dans le cas de l'abeille butineuse, la consommation d'oxygène présente à toutes les températures une variation nycthémerale. Celle-ci est cependant beaucoup moins nette à 35°C; on retrouve donc en hiver ce qui avait été observé à 35°C au mois d'août (cf. 2.3.4.2.).

La manifestation du rythme nycthéméral même en hiver (aux autres températures) est un peu surprenante si on considère que l'activité des abeilles en hiver est pratiquement nulle, autant en ce qui concerne les sorties des abeilles de la ruche que leur activité dans la grappe (cf. 3.2.5.2.4.1.).

2.4.2. Aspect temporel du rythme nycthéméral.

Comme à 35°C, le rythme nycthéméral est souvent peu apparent, la délimitation des phases est difficile. C'est pourquoi, considérant à l'aide de la figure 44 l'aspect global du phénomène nycthéméral à cette température, nous avons arbitrairement fixé de la même manière dans toutes les expériences les limites des phases diurnes et nocturnes aux heures suivantes:

D₁ de 12 h à 18 h

N₁ de 0 h à 6 h

D₂ de 10 h à 16 h

N₂ de 22 h à 4 h

La figure 45 montre la durée et la situation dans le temps des différentes phases du rythme nycthéméral de la consommation d'oxygène entre 15 et 30°C. Cette figure est construite de la même manière que la figure 32 (cf. 2.2.4.1. et 2.3.2.).

Comme dans le cas de l'abeille butineuse, on observe une grande analogie dans les résultats obtenus aux quatre températures, et dans le détail des différences qui peuvent être très grandes.

2.4.2.1. Situation des phases dans le temps.

A aucune température on ne relève, comme en été, de phases dont le début soit bien défini dans le temps: néanmoins, c'est encore la fin de la phase N_2 (début de la troisième phase d'activité) qui l'est le mieux, en particulier à 20 et à 30°C. La fin de la phase N_1 (début de la deuxième phase d'activité) est aussi mal définie que le début des phases nocturnes (phase de repos).

On peut se demander si l'imprécision du début de la phase d'activité n'est pas en rapport avec la quasi absence en hiver du rythme nycthéméral d'activité de l'ensemble de la ruche (cf. 3.2.2.2.) qui peut constituer en été un excellent "indicateur de temps" ("Zeitgeber", ASCHOFF, 1960 (168)) pour les abeilles. Pourtant HESS (1926) (169) enregistre un rythme nycthéméral de la température du centre de la grappe d'hiver dont l'amplitude absolue est de 6 à 7°C.

De plus, il n'a pas toujours été possible de définir temporellement la phase N_2 à 15°C car l'animal était encore dans cette phase à la fin de l'expérience. Nous retrouvons donc sur ce point un résultat semblable à ce que nous avons observé en été (cf. 2.3.2.3.).

Il est intéressant de noter qu'en hiver comme en été, les phases sont le mieux définies dans le temps aux températures moyennes, en particulier à 25 et à 30°C.

Le début des phases d'activité, qui correspond à la fin des phases nocturnes, se situe à peu près aux mêmes heures locales qu'en été. Par contre, le début des phases nocturnes est avancé par rapport à l'horaire d'été surtout entre 20 et 30°C.

Entre 20 et 30°C, la phase diurne se termine plus tôt au cours du deuxième nycthémère. Comme en été, on observe donc un déphasage dont la cause est sans doute également la mise en expérience de l'animal, et qui a pour effet de retarder l'entrée en repos de l'abeille au cours du premier nycthémère. Il est curieux de noter qu'il n'y a pratiquement pas de déphasage à 15°C. Cette tendance existe aussi en été à cette température (cf. tableau VI).

Ces remarques nous conduisent à l'étude de la durée du cycle nycthémeral de la consommation d'oxygène de l'abeille en hiver.

2.4.2.2. Durée du cycle nycthémeral.

Les résultats sont consignés dans le tableau VI.

1° Cycle nycthémeral A-B

Comme en été, la durée de τ_1 est systématiquement inférieure à 24 heures, mais seulement entre 20 et 30°C. Les valeurs de τ_1 sont les mêmes en été et en hiver à ces températures. A 15°C par contre, τ_1 est voisin de 24 heures en hiver (absence de déphasage).

2° Cycle nycthémeral C-D

C'est seulement aux températures comprises entre 20 et 30°C que la durée du cycle nycthémeral est de l'ordre de 24 heures. A 15°C, cette durée est en moyenne plus courte, mais la dispersion des valeurs de τ_2 est plus grande qu'entre 20 et 30°C. La durée du cycle nycthémeral est donc également plus labile à 15°C en hiver.

A 35°C, il est pratiquement impossible de conclure en raison de l'imprécision du découpage du cycle nycthéméral à cette température. Néanmoins, la figure 44 semble indiquer que la durée du cycle nycthéméral est également de l'ordre de 24 heures.

2.4.2.3. Durée des phases.

Comme dans le cas de l'abeille butineuse, on est frappé par l'importance relative des phases diurnes et nocturnes.

La comparaison entre les résultats obtenus en été et en hiver est illustrée par les figures 32 et 45 et par les tableaux VII et XIV.

Il ressort de cette comparaison que:

1° en hiver, la durée des phases nocturnes est plus grande qu'en été, mais inversement, la durée des phases diurnes est plus courte. Ce phénomène est particulièrement frappant aux températures de 20 et 30°C.

Il s'en suit que la durée de la phase de repos est nettement plus grande que la phase d'activité.

La durée plus faible de la phase diurne peut être mise en rapport avec le raccourcissement de la photopériode naturelle en hiver, mais aussi avec la réduction de l'activité diurne de la ruche en hiver.

2° en hiver, les phases intermédiaires sont en général plus longues à 15, 25 et 30°C, alors qu'elles sont plus courtes à 20°C.

3° en été comme en hiver, la phase N_2 est plus longue que la phase N_1 entre 20 et 30°C; à 15°C la phase N_2 est nettement moins bien définie dans le temps que la phase N_1 .

2.4.3. Aspect énergétique du rythme nycthémeral.

Nous n'étudierons que la consommation d'oxygène au cours des phases diurnes et nocturnes.

2.4.3.1. Etude des phases diurnes.

La figure 46 représente les valeurs individuelles de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée d'hiver au cours de la phase D_1 (croix) et au cours de la phase D_2 (cercles pleins) en fonction de la température ambiante. Le tableau VIII contient les moyennes de ces valeurs et les écarts-types correspondants.

1° Phase D_1

La consommation d'oxygène augmente de manière pratiquement linéaire quand la température ambiante baisse de 35 à 20°C. A 15 et à 20°C, les valeurs sont les mêmes. L'augmentation de la consommation d'oxygène par degré d'abaissement de la température est en moyenne de $280 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ entre 35 et 20°C et de $233 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ entre 30 et 20°C.

2° Phase D_2

La relation entre la consommation d'oxygène et la température est du même type au cours de la phase D_2 : augmentation de

la consommation d'oxygène quand la température diminue entre 35 et 15°C. Par contre, on assiste à toutes les températures, sauf à 35°C, à une réduction du métabolisme énergétique au cours de la phase D₂. A 35°C, le niveau moyen reste inchangé.

3° Comparaison entre hiver et été.

a) phase diurne D₁

En comparant les résultats obtenus en hiver à ceux de l'été, on constate (fig. 47) que:

- 1) en hiver aussi, l'abeille réagit à l'abaissement de la température ambiante par une augmentation de sa dépense d'énergie;
- 2) la pente de thermogénèse au froid est du même ordre de grandeur qu'en été;
- 3) le changement de pente entre 20 et 15°C est beaucoup plus marqué en hiver: il semble qu'en hiver la capacité thermogénétique de l'abeille atteigne son maximum à 20°C déjà.
- 4) les valeurs de la consommation d'oxygène ne diffèrent pas beaucoup de celles mesurées en été. Néanmoins, là où se manifestent des différences, elles sont toujours dans le sens d'une diminution du métabolisme énergétique en hiver. Cette réduction est nette à 15, 25 et 35°C. Elle n'apparaît pratiquement pas à 20°C, ni à 30°C.

Remarquons cependant qu'il n'y a pratiquement pas de différence entre les valeurs mesurées à 35°C fin juillet (cf. 2.3.4.2.) et les valeurs d'hiver.

b) phase diurne D₂

La comparaison entre l'hiver et l'été est illustrée par la figure 48.

Il n'y a pratiquement pas de différence à 15 et à 20°C. On note cependant une répartition plus régulière des valeurs chez l'abeille d'hiver à 15°C, mais le phénomène inverse se produit à 20°C.

Entre 25 et 30°C, par contre, le métabolisme énergétique de l'abeille d'hiver est nettement plus bas que celui de la butineuse. Ceci est dû au fait que le métabolisme énergétique de la butineuse ne diminue pas au cours de la phase D₂, contrairement à ce qui se passe en hiver. A 35°C, seules les abeilles des mois de mai-juin présentent un métabolisme énergétique plus élevé au cours de la phase D₂.

On peut se demander si la réduction du métabolisme de l'abeille d'hiver au cours de la phase D₂ par rapport à celui de la phase D₁ n'est pas en rapport avec la mise en expérience de l'abeille qui entraînerait une augmentation de la consommation d'oxygène au cours de la phase D₁. Il ne faut, en effet, pas oublier que l'abeille d'hiver est prélevée dans une colonie dans un état d'engourdissement hivernal (cf. 3.2.5.2.1.).

2.4.3.2. Etude des phases nocturnes.

La figure 49 représente les valeurs de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée d'hiver au cours des phases nocturnes N₁ (croix) et N₂ (cercles pleins) en fonction de la température. Le tableau XV contient les moyennes de ces valeurs et les écarts-types correspondants.

1° Phase nocturne N_1

Comme en été, la consommation d'oxygène moyenne au cours de la phase N_1 passe par un minimum à 25°C. Elle augmente entre 25 et 35°C: le Q_{10} calculé à l'aide des moyennes obtenues à ces deux températures est égal à 1,68. Cette valeur est un peu plus faible que celles que l'on admet en général pour le Q_{10} .

Par contre, le métabolisme nocturne augmente beaucoup plus lorsque la température diminue de 25 à 15°C. La dispersion est plus faible à 15 qu'à 20°C.

2° Phase nocturne N_2

Au cours de la phase N_2 , la consommation d'oxygène moyenne passe aussi par un minimum, mais ce dernier est situé à 20°C. Entre 20 et 35°C, le métabolisme énergétique augmente, le Q_{10} entre les deux températures extrêmes étant de 2,2. Cette valeur de Q_{10} est comprise dans les valeurs généralement admises pour le Q_{10} .

A 15°C, la consommation d'oxygène nocturne est encore nettement plus élevée qu'à 20°C, mais seulement dans trois cas. Dans les cinq autres cas, le niveau moyen nocturne est pratiquement le même qu'à 20°C.

En comparant les deux phases nocturnes en hiver, on observe qu'entre 25 et 30°C, il n'y a pratiquement pas de différence. Par contre, à 15 et à 20°C, on assiste à une réduction nette du métabolisme énergétique au cours de la phase N_2 .

3° Consommation d'oxygène minimum de l'abeille d'hiver en fonction de la température.

La figure 37 déjà examinée plus haut (cf. 2.3.3.2.3.) représente les valeurs de la consommation d'oxygène minimum de

l'abeille d'hiver en fonction de la température ambiante (croix). Comme en été, ces valeurs ont été enregistrées au cours des phases nocturnes. Le tableau XV contient les moyennes de ces valeurs et les écarts-types correspondants.

On constate que la consommation d'oxygène minimum augmente en fonction de la température et l'augmentation obéit à la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS: le Q_{10} calculé entre 15 et 35°C à partir des valeurs moyennes enregistrées à ces deux températures est de 2,35.

Remarquons qu'il n'y a pas lieu en hiver d'estimer le niveau moyen faible du métabolisme énergétique nocturne de l'abeille, car les variations de la consommation d'oxygène sont réparties de façon homogène tout au long de la phase nocturne autour de la consommation d'oxygène moyenne de la phase nocturne (cf. fig. 40 à 44).

4° Comparaison hiver-été.

Trois faits frappent lorsque l'on compare les résultats obtenus en hiver et en été.

a) la réaction de thermogénèse au froid se manifeste chez tous les individus en hiver à 15°C, et chez presque tous à 20°C, pendant la phase nocturne N_1 , alors qu'en été, cette réaction au froid ne s'observe qu'exceptionnellement (fig. 50). De plus, la réponse au stimulus froid est différente: en hiver, le métabolisme énergétique n'atteint que très rarement la valeur de repos, alors qu'en été, la réponse est localisée dans le temps au moment d'une courte phase d'activité. Ce fait est particulièrement net à 15°C (cf. fig. 27 et 40).

Mais, comme en été, on observe une atténuation de cette réaction nocturne au froid au cours de la deuxième phase N_2 (fig. 51).

b) aux trois autres températures (25 et 35°C), les résultats sont semblables en été et en hiver.

c) la consommation d'oxygène minimum de l'abeille est plus faible en hiver à 15 et à 20°C. Aux autres températures, on ne remarque pas de différence. La signification physiologique de cette différence saisonnière sera discutée au paragraphe 3.2.5.2.4.4.

2.4.4. Discussion.

Au cours de l'exposé des résultats obtenus sur l'abeille d'hiver, nous avons déjà abordé la comparaison entre le comportement du métabolisme énergétique de l'abeille d'hiver et de l'abeille butineuse. Il y a cependant un fait important qui ne ressort pas de manière évidente de ces comparaisons.

En effet, comme nous l'avons déjà noté, on assiste en hiver, à certaines températures (20 et 30°C) à une diminution de la durée de la phase diurne par rapport à ce que l'on observe en été et, parallèlement, à une augmentation de la durée de la phase nocturne. Cette différence entraîne une réduction du niveau moyen du métabolisme énergétique de l'abeille en hiver. Pour l'estimer quantitativement, nous comparons la consommation d'oxygène moyenne au cours de 24 heures d'expérience en hiver et en été aux différentes températures. Nous avons choisi pour cette étude le nycthémère qui s'étend de 0 h dans la première nuit qui suit le début de l'expérience à 0h de la nuit suivante (STUSSI et HARMELIN, 1965c) (170) pour éliminer les premières heures de l'expérience où se manifeste l'effet de mise en expérience qui risque de fausser la comparaison.

2.4.4.1. Comparaison du niveau moyen du métabolisme énergétique de l'abeille d'hiver et de l'abeille butineuse.

La figure 52 représente les valeurs individuelles de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille d'hiver et de l'abeille butineuse au cours du nycthémère défini plus haut. Le tableau XVI contient les moyennes de ces valeurs et les écarts-types correspondants.

Si l'on considère les températures comprises entre 15 et 30°C, on observe qu'il n'y a pas de différence à 15°C; à 20°C, la différence est significative à $p = 0,05$ ($F_{EG} = 4,3^*$, $k = 2$, $N = 12$) seulement, alors qu'à 25 et 30°C le niveau moyen du métabolisme énergétique est nettement plus faible en hiver.

A 35°C, il y a une différence entre l'été et l'hiver seulement si l'on considère les valeurs mesurées en mai-juin. Les valeurs mesurées fin juillet sont du même ordre de grandeur que celles d'hiver (cf. tableau XVI).

Il est curieux de constater qu'il n'y a pas ou peu de différence entre l'hiver et l'été aux températures extrêmes de 15 et 35°C qui, comme nous l'avons vu, sont des températures dont la signification physiologique est particulière dans le cas des abeilles.

Une autre question se pose quant aux différences que l'on observe entre l'été et l'hiver: ne seraient-elles pas dues au fait qu'en hiver les abeilles sont prélevées dans une ruche expérimentale thermostatée à 25°C (cf. 1.6.1.) alors que les abeilles butineuses sont prélevées au trou d'envol d'une ruche normale placée dans les conditions atmosphériques naturelles?

Pour éprouver cette hypothèse, nous avons fait quelques expériences sur les abeilles d'hiver, prélevées dans les mêmes conditions qu'en été, c'est-à-dire au trou d'envol de la même

ruche d'où provenaient les abeilles en été sans que nous l'ayons changée de place au jardin.

Les valeurs de la consommation d'oxygène moyenne au cours du même nycthémère (de 0 h à 0 h) sont portées sur la figure 52, et sont représentées par des triangles creux. On constate que ces valeurs se mélangent parmi les autres valeurs mesurées en hiver.

On remarque qu'en hiver le métabolisme énergétique moyen en 24 heures augmente régulièrement quand la température baisse de 35 à 15°C, alors qu'en été, il augmente seulement quand la température diminue entre 35 et 25°C; entre 25 et 15°C, le niveau moyen diminue un peu: cette diminution est en rapport avec l'affaiblissement de la réaction de thermogenèse au froid de l'abeille au cours de la phase D₂ (cf. 2.3.3.1.).

On peut se demander si la pente de thermogenèse estimée à partir de mesures de 24 heures en hiver ne représente pas la capacité normale de réaction au froid de l'abeille qui vit dans la ruche, alors que pour l'abeille en été et qui butine se surajoute à cette réaction de base une dépense énergétique supplémentaire liée à l'activité de butinage. Si cette hypothèse est vraie, on devrait trouver chez les abeilles jeunes d'été et qui vivent dans la ruche un niveau moyen du métabolisme énergétique semblable à celui des abeilles en hiver. Cette hypothèse semble se vérifier au moins à 30°C car des abeilles jeunes (âgées de 3 à 15 jours) consomment en moyenne à cette température $597 \pm 212 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ (') (N = 5) pendant 24 heures, si l'on considère le même nycthémère (de 0 à 0 heure). Des recherches en cours nous permettront de préciser ce point.

(') Demi-intervalle de confiance calculé à $p = 0,05$.

Ces 5 expériences ont eu lieu entre le 25.5. et le 8.6.

Nos expériences montrent donc que le métabolisme énergétique moyen de l'abeille est réduit en hiver surtout aux températures comprises entre 20 et 30°C, alors que la dépense énergétique minima est réduite aux basses températures seulement (15 et 20°C).

La réduction du métabolisme énergétique de l'abeille en hiver est probablement à mettre en rapport avec le fait qu'en cette saison la colonie d'abeilles entre dans un état "d'engourdissement". Nous examinerons dans le détail au paragraphe 3.2.5.2. les rapports entre nos observations effectuées sur l'abeille isolée d'hiver et la physiologie de la grappe hivernale des abeilles.

Il reste cependant une autre différence entre les abeilles d'hiver et les abeilles butineuses: en effet, comme le montre le tableau XVII, le poids frais des abeilles au moment de leur prélèvement à la ruche (poids initial) est systématiquement plus élevé et plus variable en hiver.

L'analyse de variance effectuée sur les 10 groupes de valeurs des poids frais initiaux des abeilles montre qu'il y a une différence significative entre les 10 groupes ($F_{EG} = 5,1^{**}$, $k = 10$, $N = 60$).

L'analyse factorielle sur les mêmes groupes de valeurs montre que cette différence n'est liée qu'au facteur "saison" ($F_{saison} = 36,9^{**}$, $k = 2$; $F_{température} < 1$, N.S.; $F_{interaction} = 1,3$, N.S.).

Par contre, le poids frais de l'abeille à la fin de l'expérience (poids final) est le même à toutes les températures en été et en hiver. Enfin, le poids initial est le même à toutes les températures pour une saison donnée.

Or, la consommation d'oxygène dépend de la quantité de tissus qui respirent dans un organisme. La détermination de cette quantité est difficile et en général on prend pour expression de cette quantité le poids frais de l'animal (ZRODY, 1945 (171); KAYSER et HEUSNER, 1964 (172)). Pour examiner ce problème chez l'abeille, nous avons fait l'étude suivante.

2.4.4.2. Influence du poids sur la consommation d'oxygène.

Le poids d'une même abeille est très variable (DE GROOT, 1953 (173); ALLEN, 1959a (174); HALLUND, 1956 (175)) en raison de la particularité que présente l'abeille de mettre des réserves dans son jabot et de garder les déchets dans son tractus digestif. Cette variation de poids n'affecte pas le métabolisme énergétique car elle ne correspond pas à une variation du poids des tissus. C'est pourquoi nous nous sommes demandé s'il est légitime de ramener la consommation d'oxygène au poids dans le cas de l'abeille. Pour pouvoir répondre à cette question, nous avons fait l'analyse quantitative suivante.

La figure 53 montre les variations de poids frais de deux abeilles A et B, placées dans diverses situations expérimentales. Chaque courbe correspond à une seule abeille.

Les deux abeilles sont capturées à 12 heures dans une ruche en été, pesées, puis placées ensemble dans une même petite cage de 12 x 16 x 2,5 cm. L'une des parois de la cage est garnie de cire gaufrée d'abeille. La cage est placée à la température du laboratoire (25°C) et à l'alternance de la lumière et de l'obscurité naturelle.

Au début de l'expérience, le poids de l'abeille A est de 132,3 mg, le poids de l'abeille B de 130,6 mg. L'expérience comporte plusieurs phases de durées comprises entre 24 et

48 heures, chacune étant caractérisée par des conditions expérimentales particulières.

1ère phase (22 heures).

Les abeilles ne disposent ni de miel, ni d'eau. Leur poids chute considérablement pour atteindre 22 heures après les valeurs de 102,9 mg (A) et de 93,8 mg (B). A ce moment, les deux abeilles, mises en liberté, sont affaiblies et incapables de voler.

2ème phase (24 heures).

On fournit aux abeilles de l'eau et du miel. Dès qu'elles ont découvert le miel, elles s'y précipitent. Le poids du biberon à miel diminue de 115,8 mg en l'espace de 30 minutes. Le poids des abeilles augmente parallèlement et atteint respectivement les valeurs de 161,0 mg (A) et 151,4 mg (B). L'augmentation de poids total des abeilles est de 115,7 mg; elle est donc bien due à l'ingestion de miel.

Il est intéressant de noter qu'elles n'ont pas bu d'eau. On laisse le miel et l'eau à la disposition des abeilles pendant 24 heures environ. Leur poids est pratiquement identique au bout de cette durée (160 mg pour A et 149,9 mg pour B). A ce moment, elles sont capables de voler normalement. Après le test de vol, on les remet dans la même cage.

3ème phase (48 heures).

On supprime le miel, mais on laisse l'eau à la disposition des abeilles. Au cours de cette privation, le poids des deux abeilles diminue régulièrement pour atteindre 48 heures après 137,2 mg (A) et 101,0 mg (B). A ce moment, les abeilles volent normalement; après quelques instants, elles défèquent au cours

du vol. L'abeille A ne pèse alors plus que 109 mg et l'abeille B 98,4 mg. Ces valeurs sont très légèrement supérieures (de l'ordre de 5 mg) aux valeurs mesurées à la fin de la première phase de l'expérience.

4ème phase (24 heures).

Chaque abeille est placée isolément dans une cage de même dimension, ayant à sa disposition du miel et de l'eau. En l'espace d'une demi-heure, les poids augmentent à nouveau considérablement et atteignent 141,7 mg pour A et 130,2 mg pour B. On laisse le miel et l'eau pendant 24 heures. A ce moment, le poids de l'abeille A a encore augmenté (151,8 mg), alors que le poids de l'abeille B est resté inchangé (136,0 mg). Remises en liberté, les deux abeilles volent normalement.

5ème phase (18 heures).

Les abeilles sont replacées dans leur cage respective. On leur supprime le miel. Après 18 heures, le poids des abeilles a de nouveau diminué, le poids de l'abeille A étant de 144 mg, celui de l'abeille B de 128 mg. A ce moment, elles sont encore capables de voler.

Cette expérience montre:

1° que le poids frais de l'abeille est très variable, la source principale de variation étant le contenu du tractus digestif. HALLUND (1956) (176) note également qu'une abeille est capable d'avoir dans son jabot 40 mg de miel. Ce chiffre est en bon accord avec l'observation que nous faisons au début de la 4ème phase. Il est plus faible que ceux que nous obtenons au début de la 2ème phase car les abeilles ingèrent chacune 58 mg de miel, qui doit nécessairement se trouver dans le

jabot. ALLEN (1959a) (177) de son côté observe que le poids d'une même abeille peut varier du simple au double. DE GROOT (1953) (178) note également la grande variabilité du poids frais de l'abeille.

2° le poids de l'abeille augmente considérablement dès les premiers instants de la captivité pour atteindre une valeur maximum. Comme il reste constant pendant toute la durée de la captivité, les abeilles se réapprovisionnent constamment en miel.

Ce fait explique pourquoi le poids de l'abeille à la fin de nos expériences d'enregistrement de la consommation d'oxygène est toujours plus élevé que le poids initial (cf. tableau XVII). En outre, il nous permet d'interpréter la différence de poids initial des abeilles en été et en hiver. En effet, comme le poids final des abeilles est le même aussi bien en été qu'en hiver (cf. tableau XVII), et que ce poids représente celui d'abeilles dont le tractus digestif est rempli au maximum, on peut penser qu'en première approximation, le poids des abeilles dont le tractus digestif est vide est sensiblement le même en hiver et en été.

Ce raisonnement est confirmé par l'étude de la variation de poids de l'abeille entre le début et la fin de l'expérience en fonction du poids frais initial. On constate (fig. 54) qu'en hiver, l'augmentation de poids de l'abeille au cours de l'expérience est d'autant plus grande que le poids initial est faible (dans deux cas on assiste, au contraire, à une diminution de poids, le poids initial étant très élevé). On n'observe pas cette relation en été (fig. 54).

La régression de la variation de poids sur le poids initial de l'abeille d'hiver est significative ($F_{\text{régression}} = 21,9^{**}$, $N = 30$). La pente m de l'équation de régression est

de $- 0,30 \pm 0,35$ ('). Ce fait montre que l'abeille en hiver contient déjà au début de l'expérience du miel dans son jabot, dont il est pratiquement impossible de connaître la quantité. Dès que les abeilles entrent dans la chambre respiratoire, elles ingèrent du miel de telle sorte que leur jabot soit toujours rempli: celles qui avaient déjà du miel dans le jabot augmentent donc moins de poids.

La variabilité du poids frais initial des abeilles en hiver s'explique donc en grande partie par la variabilité du contenu du tractus digestif. On peut penser que le même fait est valable pour le poids initial des abeilles en été. Cette hypothèse est confirmée par les mesures de DE GROOT (1953)(179).

Cet auteur a mesuré le poids sec et la quantité d'azote total d'abeilles dont il a supprimé le tractus digestif, précisément pour éviter la source de variabilité due au contenu du tractus digestif. Il observe que le poids sec et la quantité d'azote total sont plus élevés chez les abeilles capturées dans la ruche par rapport à celles des abeilles capturées au trou d'envol. Les chiffres qu'il a obtenus sont consignés sur le tableau XVIII.

Nous avons observé un fait analogue en mesurant le poids frais d'abeilles prélevées dans la ruche et au trou d'envol (cf. tableau XVIII).

On constate que la différence, exprimée en pour 100 par rapport à la valeur moyenne entre les abeilles prélevées au trou d'envol et celles prélevées dans la ruche est:

1° très accusée si l'on s'adresse au poids frais,

(') Demi-intervalle de confiance de n calculé à $p = 0,05$.

2° beaucoup moins accusée si l'on considère le poids sec et l'azote total.

On peut expliquer les différences entre abeilles prélevées dans la ruche et abeilles prélevées au trou d'envol de la manière suivante: en prélevant des abeilles dans la ruche, on a de fortes chances de prélever de jeunes abeilles; en les prélevant au trou d'envol, on a de fortes chances de capturer des butineuses ou des gardiennes. Or, d'après RÖSCH (1925) (180), les jeunes abeilles présentent des particularités par rapport aux butineuses: les glandes pharyngiennes, les glandes cirières et le corps adipeux sont plus développés.

De plus, DE GROOT n'observe pas de différence saisonnière des poids secs et de l'azote total entre les abeilles prélevées d'une part au trou d'envol, et d'autre part dans la ruche. Il est à première vue curieux qu'il y ait également une différence entre ces deux catégories d'abeilles en hiver, étant donné que les abeilles ont pratiquement toutes le même âge. Quoiqu'il en soit, selon LOTMAR (1951) (181), les abeilles d'hiver ont un corps adipeux bien développé et riche en protéines et la plupart d'entre elles ont leurs glandes nourricières fonctionnelles; ces deux caractéristiques rapprochent les abeilles d'hiver des jeunes abeilles.

Nos expériences d'hiver ont été faites sur des abeilles prélevées dans la ruche, donc en principe sur des abeilles dont le poids sec et la quantité d'azote total sont plus élevés que ceux des butineuses. Si l'on se réfère aux chiffres de DE GROOT (1953) (182), la différence des poids secs entre ces deux catégories d'abeilles, rapportée à la moyenne de l'ensemble des valeurs des poids secs mesurées par DE GROOT, serait de 7 pour 100, et la différence de la quantité d'azote total seulement de 4,3 pour 100.

L'ensemble de nos observations et de celles de DE GROOT nous conduisent à penser que:

1° le poids frais de l'abeille ne peut constituer une référence pour exprimer le métabolisme énergétique;

2° le poids des tissus responsables du métabolisme énergétique est suffisamment voisin d'un individu à l'autre au cours d'une même saison pour que l'on puisse comparer directement les consommations d'oxygène exprimées par animal;

3° les différences saisonnières du poids des tissus étant aussi faibles, nous pouvons négliger en première approximation leur influence sur le métabolisme énergétique, et comparer directement dans ce cas aussi les consommations d'oxygène exprimées par animal. Cette approximation ne modifie pas le sens de nos observations; en effet, le métabolisme énergétique de l'abeille en hiver n'est jamais supérieur à celui de la butineuse, alors que sa "masse active" (BRODY, 1945) (133) est légèrement supérieure.

2.5. EFFET DU GROUPEMENT DES ABEILLES SUR LEUR CONSOMMATION D'OXYGENE.

2.5.1. Introduction.

Si un groupe d'abeilles est soumis à une température suffisamment basse et à condition que l'effectif du groupe soit assez élevé, il y a formation d'une grappe (LECOMTE, 1950 (184); FREE et SPENCER-BOOTH, 1958 (105)). On peut donc se demander comment va réagir du point de vue métabolique un groupe d'abeilles lorsque la température extérieure baisse. La réponse à cette

question a une importance particulière car elle permettrait de comprendre le rôle de la grappe dans la thermorégulation de la ruche.

D'un point de vue théorique, les lois de l'écoulement de la chaleur (NEWTON) permettent de prévoir que le groupement des abeilles en grappe entraîne une diminution de la déperdition de chaleur et que, par conséquent, il s'établit au centre de la grappe une température plus élevée qu'à la périphérie.

FREE et SPENCER-BOOTH (1958) (186) ont effectivement constaté que la température au milieu d'une grappe est nettement supérieure à la température ambiante lorsque le nombre d'abeilles de la grappe est suffisant: la différence entre la température extérieure et la température au centre de la grappe est d'autant plus accusée que la température extérieure est plus basse.

On devrait donc s'attendre à ce que la dépense d'énergie moyenne d'une abeille d'une grappe, placée à une température ambiante donnée, soit inférieure à celle de l'abeille isolée placée à la même température ambiante, du simple fait que la consommation d'oxygène de l'abeille diminue lorsque la température ambiante augmente pendant la phase diurne.

Or, FREE et SPENCER-BOOTH (1958) (187) ont précisément mesuré pendant trois jours consécutifs et à cinq températures, comprises entre 15 et 35°C, la consommation de sirop de sucre par des abeilles en groupe d'effectif n croissant (n compris entre 10 et 200 abeilles) et en notant le pourcentage d'abeilles qui se mettent en grappe. Nous avons reproduit leurs résul-

tats sous la forme de la figure 55 ('). Celle-ci amène trois remarques:

1° la présence de la réaction de thermogenèse au froid est manifeste. Nous reviendrons sur ce point au paragraphe 2.5.4.2.2.3.

2° sauf à 15°C, il n'y a pratiquement pas d'abeilles en grappe lorsque l'effectif est inférieur ou égal à 25 abeilles.

3° la formation de la grappe n'entraîne pas de diminution de la consommation de sirop de sucre par individu aux basses températures (15 et 20°C), mais plutôt une augmentation à 15°C. Par contre, on constate une réduction de cette consommation à 25°C dès que l'effectif est suffisant pour former une grappe ($n = 50$). Mais quand l'effectif passe de 50 à 200, il n'y a plus de réduction, malgré l'augmentation du pourcentage d'abeilles se mettant en grappe. A 30°C, on observe une réduction déjà pour $n = 25$, alors qu'il ne se forme pas de grappe. La réduction s'accroît quand n passe de 25 à 50, effectif pour lequel se forme une grappe; quand l'effectif passe de 50 à 200, comme à 25°C, il n'y a pas non plus de réduction de la consommation de sucre par individu, quoique le pourcentage d'abeilles formant la grappe augmente. A 35°C, seuls les groupes de 10 abeilles consomment plus de sirop que des groupes dont l'effectif est supérieur ou égal à 25; remarquons qu'à cette température, la formation de la grappe n'offre plus d'intérêt pour la protection thermique de l'individu du groupe.

(') Les chiffres inscrits à côté de chaque point sur la figure 55 indiquent en pour 100 le nombre des abeilles du groupe qui sont en grappe. La transformation des données originales de FREE et SPENCER-BOOTH (exprimées en μl de sirop par abeille en 24 heures) en $\mu\text{l.h}^{-1}$ d'oxygène est explicitée au paragraphe 2.5.4.2.1.

Il ressort de ces expériences deux faits:

a) la formation de la grappe n'entraîne pas de diminution de la consommation de sirop de sucre aux basses températures (15 et 20°C).

b) à ces températures, il semble que le nombre des individus formant la grappe ne soit pas suffisant pour assurer une protection thermique efficace à l'individu au sein de cette grappe.

Sur des groupes d'effectifs très réduits ($n = 1$ à 10), ROTH (1964 (138), 1965 (189)) n'arrive pas aux mêmes conclusions. Cet auteur montre, par des expériences de calorimétrie directe de courte durée (au maximum 2 heures) que la production de chaleur d'une abeille d'un groupe, placé à 10°C environ, est plus faible que celle d'une abeille isolée, placée à la même température.

Pour des groupes d'effectifs plus nombreux ($n = 10$ à 50), les résultats de ROTH recoupent ceux de FREE et SPENCER-BOOTH: la production de chaleur par abeille ne diminue plus. Puisque les lois de l'écoulement de la chaleur ne peuvent pas rendre compte du résultat obtenu sur les groupes d'effectifs réduits ($n = 1$ à 10), ROTH (1964 (190), 1965 (191)) l'interprète comme la conséquence d'un effet de groupe (').

Il serait donc possible d'expliquer de la même manière certaines observations de FREE et SPENCER-BOOTH (1958) (192) montrant à 30 et à 35°C, bien qu'il ne se forme pas de grappe,

(') Effet de groupe dans le sens "réactions psychophysiologiques d'un individu à la présence de ses congénères" (CHAUVIN, 1961) (194) ou "interaction psychophysiologique mutuelle", où mutuel est pris dans le sens "qui suppose un échange d'actions et de réactions entre deux ou plusieurs choses" (Le Petit Robert, 1967).

une réduction de la consommation de sucre des abeilles lorsque l'effectif de groupe augmente de 10 à 25. Cependant, les conditions expérimentales de FREE et SPENCER-BOOTH étant très différentes de celles de ROTH (1965) (193), il nous paraît difficile de comparer les résultats de leurs expériences respectives.

La mise en évidence d'un effet de groupe sur la dépense énergétique d'un animal est difficile en raison du grand nombre de facteurs dont dépend le métabolisme énergétique (KAYSER, 1963 (196); EDWARDS, 1953 (197)). Ceux-ci peuvent être groupés en trois ensembles:

a) un ensemble de facteurs physiques du milieu ambiant: la température, la pression partielle d'oxygène pO_2 , la pression partielle de gaz carbonique pCO_2 , le degré hygrométrique, les conditions d'éclairement, de bruits, de vibration, les dimensions géométriques de la cage à métabolisme où se trouve logé l'animal;

b) un ensemble de facteurs biologiques, intrinsèques à l'animal, tels que la température centrale, le poids, l'âge, le sexe, l'état des glandes endocrines, l'état nutritionnel, l'état d'adaptation thermique;

c) un ensemble de facteurs liés à la variable "temps" trouvant leur expression dans les rythmes circadien et circannuel.

Le fait de placer plusieurs individus de la même espèce dans un espace réduit et fermé, tel qu'une chambre respiratoire ou une cellule calorimétrique, peut modifier le métabolisme de l'individu du groupe, par rapport à celui de l'individu isolé, de deux manières différentes:

a) soit par un effet de groupe, cet effet pouvant modifier le métabolisme énergétique de l'individu directement, ou indirectement par l'intermédiaire d'une modification du comportement des individus du groupe;

b) soit par un effet de masse ('); en effet, du fait des échanges respiratoires et de la production de chaleur qui les accompagne, le métabolisme énergétique des individus peut lui-même modifier un ou plusieurs facteurs physiques du milieu ambiant, en particulier la température, la pO_2 , la pCO_2 et le degré hygrométrique.

Pour mettre en évidence un effet de groupe sur la dépense d'énergie, il est nécessaire que tous les facteurs du métabolisme énergétique aient quantitativement la même influence sur l'animal isolé et sur l'animal placé au sein d'un groupe. De plus, il y a lieu d'éviter l'apparition d'un effet de masse au cours des mesures (SCHUETT, 1933 (198), 1934 (199)).

Cette dernière condition est difficile à réaliser dans le cas des abeilles placées en groupes, en raison de la formation, par les abeilles, d'une grappe au sein de laquelle les conditions physiques peuvent être très différentes de celles du milieu environnant (cf. plus haut). Cette condition est néanmoins réalisable dans le cas de groupes d'abeilles dont l'effectif est restreint (quelques individus, STUSSI, 1966 (200)). Dans le cas de groupes d'effectifs plus importants (quelques dizaines ou quelques centaines), il devient

(') Selon GRASSE (1946) (195) l'effet de masse "se manifeste chez tous les animaux (et les plantes) qu'ils soient sociaux ou non, et paraît être, le plus souvent, la conséquence d'une modification physico-chimique du milieu effectué par les animaux eux-mêmes qui ainsi, se trouvent placés dans un biotope différent de celui dans lequel vit l'individu isolé".

pratiquement impossible de distinguer un effet de groupe d'un effet de masse.

La présence d'un effet de groupe sur la réaction de thermogénèse au froid de l'abeille ayant un intérêt particulier dans le problème de la thermogénèse des abeilles d'une ruche (ROTH, 1965)(201), il convient d'étudier son influence aux basses températures.

Nous avons donc choisi les conditions expérimentales suivantes.

2.5.2. Conditions expérimentales.

Pour éviter la formation de la grappe, nous avons limité l'effectif maximum des groupes à 10 et avons fait les expériences à 15°C ('). Nous avons adapté les dimensions de la cage où sont logées les abeilles en fonction de leur nombre de telle sorte que l'espace disponible pour chacune d'elles soit constant. Cet espace est de 30 ml par abeille.

La description des chambres respiratoires que nous avons utilisées a été faite au paragraphe 1.6.3.1. (fig. 20, 21 et 22).

Au cours de l'expérience, la concentration en oxygène de l'atmosphère de la chambre respiratoire est comprise entre 21 et 19 pour 100 (cf. 1.6.3.2.4.).

La consommation d'oxygène est mesurée d'une part avec l'appareil coulométrique à deux sensibilités (cf. 1.3.1.) pour les groupes de 2 abeilles, d'autre part avec l'appareil coulospirométrique (cf. 1.3.2.) pour les groupes de 10 abeilles.

(') Certaines expériences préliminaires ont été faites à 20°C (cf. 2.5.3.2.3.).

Quant aux autres conditions expérimentales, elles ont été décrites au chapitre 1.6. Pour la commodité de l'exposé des résultats, nous groupons les expériences en trois séries expérimentales, A, B et C:

Série expérimentale A: expériences effectuées sur abeilles isolées (10 expériences)

Série expérimentale B: expériences effectuées sur des groupes de deux abeilles (8 expériences)

Série expérimentale C: expériences effectuées sur des groupes de 10 abeilles (7 expériences).

2.5.3. Résultats expérimentaux.

2.5.3.1. Etude qualitative.

Les figures 12 et 16 reproduisent, respectivement, les enregistrements originaux de la consommation d'oxygène d'une abeille isolée et d'un groupe de 10 abeilles à 15°C.

Les figures 56, 57 et 58 représentent, respectivement, la consommation d'oxygène, d'une heure à l'autre en fonction du temps pendant les 45 heures d'expérience, des 10 abeilles isolées, des 8 groupes de 2 abeilles et des 7 groupes de 10 abeilles.

L'ensemble de ces figures montre que la consommation d'oxygène d'abeilles en groupe présente, comme dans le cas de l'abeille isolée, une variation nycthémérale caractérisée par quatre phases: une phase diurne, où le métabolisme énergétique est élevé, une phase nocturne pendant laquelle il est faible et deux phases intermédiaires. La forme de la variation

nycthémérale est plus reproductible dans le cas des groupes de deux abeilles; elle l'est beaucoup plus encore dans le cas des groupes de 10 abeilles.

La relation statistique:

$$(40) \quad s_m = \frac{s}{\sqrt{n}}$$

où s_m est l'erreur-type, s l'écart-type et n l'effectif de l'échantillon, permet de prévoir une diminution de la variabilité de la forme (amplitude, déphasage) du rythme nycthéméral en fonction du nombre n des abeilles placées dans la chambre respiratoire. La courbe de l'évolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène moyenne, calculée à partir des mesures obtenues chez les 10 abeilles isolées (série expérimentale A , représentée dans la figure 58), est tout à fait semblable à celle obtenue chez les groupes de 10 abeilles.

Dans les trois séries expérimentales, on observe que la consommation d'oxygène au cours de la phase D_2 est plus faible en moyenne qu'au cours de la phase D_1 . La diminution du métabolisme diurne en fonction du temps est en rapport avec le fait qu'à 15°C les abeilles sont à la limite de leur capacité de lutte contre le froid (cf. 2.3.4.1.).

2.5.3.2. Etude quantitative.

La variation nycthémérale de la consommation d'oxygène peut être modifiée par l'action de facteurs psychophysiologiques liée au groupement des abeilles (effet de groupe) selon les modalités suivantes:

- 1° action sur le niveau moyen de la consommation d'oxygène,
- 2° action sur l'amplitude,
- 3° action sur la phase,
- 4° action combinée sur 2 ou 3 de ces paramètres.

2.5.3.2.1. Action sur le niveau moyen.

Pour étudier l'effet de groupe sur le niveau moyen du métabolisme énergétique, il faut rendre son estimation aussi indépendante que possible de l'amplitude et de la phase. On y parvient en mesurant la consommation d'oxygène pendant une durée T égale à la durée τ du cycle nycthéméral ou à un multiple de cette durée (STUSSI, 1966, 1967b (202)).

Le tableau XIX contient les moyennes et les écarts-types correspondant de la consommation d'oxygène au cours des 45 heures d'expériences. Les poids frais initiaux étant très semblables dans les trois séries expérimentales (cf. tableau XIX), on peut négliger l'influence du poids sur le métabolisme énergétique (cf. 2.4.4.2.).

L'examen du tableau XIX montre que dans nos conditions expérimentales, les moyennes générales de la consommation d'oxygène des abeilles en groupe de 2 et de 10 sont les mêmes; par contre, la moyenne générale de la série A est plus faible. La différence entre la série A d'une part, et les séries B et C de l'autre est-elle significative? Pour pouvoir répondre à cette question, il faut tenir compte de la relation (40) dans l'application des tests statistiques.

1° Comparaison entre la série A et C.

La comparaison entre la série A et la série C est simple: en effet, l'écart-type de la série C est une estimation de l'erreur-type de la série A. Dans ces conditions, et en appliquant le test t de la différence entre deux moyennes, la valeur de t s'obtient par la relation (41):

$$(41) \quad t = \frac{n_A - n_C}{\sqrt{\frac{s_A^2}{N_A} + s_C^2}}$$

La valeur calculée de t est égale à 0,65. La différence entre la série A et C n'est donc pas significative.

2° Comparaison entre la série A et B.

Comme les deux populations de valeurs des séries B et C sont tout à fait semblables tant par leur moyenne que par leur dispersion ('), nous pouvons penser qu'il n'y a pas non plus de différence statistiquement significative entre les séries A et B.

(') L'identité de la dispersion des valeurs des séries B et C pose un problème théorique. En effet, si toutes les valeurs de la consommation d'oxygène des abeilles appartenaient à une même population dont l'écart-type est σ , on devrait observer une diminution de l'écart-type des valeurs d'une série expérimentale en fonction de l'effectif n du groupe d'abeilles selon la relation (40). Cette relation s'applique également dans le cas des valeurs des poids. De fait, on constate que les écarts-types des valeurs des poids diminuent quand n augmente. Mais les écarts-types des valeurs de la consommation d'oxygène ne varient plus quand n passe de 2 à 10. Nous entreprendrons dans un travail ultérieur l'étude statistique nécessaire pour savoir si ce désaccord par rapport aux prévisions déduites de la relation (40) est significatif.

Nous avons cependant procédé à une analyse statistique pour confirmer la proposition précédente.

La méthode que nous avons utilisée est la suivante: nous tirons au sort dans la série A cinq couples de deux expériences de manière à reconstituer une nouvelle série expérimentale B' qui soit statistiquement comparable à la série B: les expériences tirées au sort pour former le premier couple ne servent plus pour former un nouveau couple: il en va de même pour les trois couples d'expériences définis ultérieurement, si bien que le cinquième couple d'expériences est formé par exclusion des huit autres expériences de la série A déjà tirées au sort.

Nous comparons les moyennes des séries B et B' en appliquant le test t; dans ces conditions, la valeur de t s'obtient par la relation:

$$(42) \quad t = \frac{m_B - m_{B'}}{\sqrt{s_B^2 + s_{B'}^2}}$$

où s_B^2 est l'écart-type de la série B, $s_{B'}^2$, l'écart-type de la série B' et $m_{B'} = m_A$.

La valeur de t, calculée à l'aide de la relation (42) est égale à 0,33. Il n'y a donc pas de différence entre les moyennes des deux séries B et B', et par conséquent entre les séries A et B.

2.5.3.2.2. Action sur l'amplitude et la phase.

Pour étudier l'influence des facteurs psychophysiologiques liés au groupement des abeilles sur l'amplitude et la phase du rythme nycthéméral de la consommation d'oxygène des abeilles

d'un groupe (STUSSI, 1967b) (202), nous avons calculé dans les trois séries expérimentales A, B et C les moyennes m_A , m_B et m_C des mesures horaires de la consommation d'oxygène effectuées au cours de chaque expérience de 12 h à 13 h, de 13 h à 14 h, etc....

En l'absence d'un effet de groupe sur l'amplitude et la phase, la consommation d'oxygène moyenne à une heure locale donnée, doit être la même dans les trois séries; l'intervalle de confiance de la moyenne m_A doit donc renfermer les moyennes m_B et m_C obtenues à la même heure (m_B étant la moyenne de 8 valeurs horaires de la série B, m_C étant la moyenne de 7 valeurs horaires de la série C).

La figure 59 représente pour chaque heure les limites de l'intervalle de confiance de m_A calculées au seuil de probabilité $p = 0,05$ et les valeurs de m_B aux heures correspondantes: seulement 9 valeurs de m_B sur 45 sont situées en dehors des limites de confiance de m_A , mais 7 d'entre elles sont encore dans l'intervalle de confiance de m_A calculé à $p = 0,01$.

Pour éprouver si la différence entre les séries A et B est significative, nous avons utilisé le test t de comparaison de moyennes selon la modalité expliquée plus haut (cf. 2.5.3.2.1.).

Le tableau XX résume le résultat des comparaisons. Dans aucun cas, il n'y a de différence statistiquement significative entre la série A et la série B.

La figure 60 représente l'intervalle de confiance de m_A , et les valeurs de m_C aux heures correspondantes: 9 valeurs seulement sont en dehors des limites de confiance, mais 5 d'entre elles sont encore à l'intérieur des limites de l'intervalle de confiance de m_A calculées à $p = 0,01$. Pour éprouver la différence entre les séries A et C, nous avons utilisé le test t

selon la modalité expliquée plus haut (cf. 2.5.3.2.1.). Les résultats des comparaisons sont consignés dans le tableau XX.

La différence entre m_A et m_C est à la limite de la signification statistique (à $p = 0,05$) dans trois cas seulement (de 7 à 8 h, de 9 à 10 h, et de 15 à 16 h) au cours de la deuxième journée de l'expérience.

Remarquons que de 7 à 8 h et de 9 à 10 h, m_C est plus grand que la limite supérieure de l'intervalle de confiance de m_A , alors que de 15 à 16 h, m_C est plus petit que la limite inférieure de l'intervalle de confiance de m_A . Il y a donc un léger déphasage du rythme nycthéméral dans la série C par rapport à la série A.

2.5.3.2.3. Résultats obtenus à 20°C.

Nous avons également fait quelques expériences sur des groupes de 10 abeilles à 20°C à l'aide de la technique spirométrique de HEUSNER (1963) (203), modifiée à notre usage (cf. 1.2.2.), avant que nous ayons construit notre appareil coulospironométrique (cf. 1.3.2.). Seules les valeurs diurnes sont mesurables (cf. 1.1.3.2.4.1.). La figure 1 reproduit l'un des trois enregistrements originaux que nous avons obtenus. La variation nycthémérale apparaît nettement et on observe la diminution de l'amplitude du rythme en fonction du temps (cf. 2.3.4.1.).

Le tableau XXI contient les valeurs horaires de la consommation d'oxygène, mesurées entre 12 h et 13 h, 13 h et 14 h le premier jour de l'expérience, et la consommation d'oxygène moyenne au cours des phases D_1 et D_2 (exprimée en $\mu l \cdot h^{-1}$ par abeille). Le même tableau indique dans les colonnes correspondantes les valeurs mesurées chez l'abeille isolée à la même température.

Les moyennes estimées dans les trois expériences sont très voisines de celles qui ont été obtenues sur l'abeille isolée: elles sont à l'intérieur des limites de l'intervalle de confiance de la moyenne (calculées à $p = 0,05$) de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée.

On est frappé par la grande homogénéité des valeurs mesurées sur les trois groupes. Or ceux-ci sont constitués:

- pour le groupe No 1, d'abeilles chargées de pollen,
- pour le groupe No 2, d'abeilles volant vers la ruche non chargées de pollen,
- pour le groupe No 3, de trois abeilles chargées de pollen, de trois abeilles volant vers la ruche non chargées de pollen, et de quatre abeilles prélevées au hasard au trou d'envol.

Les groupes No 1 et No 2 forment deux populations différentes, mais homogènes, alors que le groupe No 3 forme une population hétérogène. Nos résultats montrent que, dans nos conditions expérimentales, l'hétérogénéité des individus prélevés au trou d'envol n'entraîne pas de modification de la consommation d'oxygène.

2.5.4. Discussion.

2.5.4.1. Nos résultats expérimentaux.

Le niveau moyen et l'amplitude du rythme nycthéral de la consommation d'oxygène sont les mêmes dans les trois séries expérimentales effectuées à 15°C. Dans nos conditions expérimentales, nous n'avons donc pas pu mettre en évidence un effet

de groupe sur la réaction de thermogenèse au froid de l'abeille. Les résultats obtenus à 20°C conduisent à la même conclusion.

Nous tenons à souligner que nos expériences réalisées à 20°C, aussi bien pour les abeilles isolées que pour les abeilles en groupe de 10, ont été faites à la même époque de l'année (abeille isolée entre le 12.5. et le 28.5., abeilles en groupe entre le 11.5. et le 17.5.). Par conséquent, il n'y a aucune raison d'attribuer à un facteur lié à la saison l'identité des résultats obtenus dans les trois séries expérimentales faites à 15°C.

Le léger déphasage que l'on observe sur la figure 60 entre les séries A et C est à la limite de la signification statistique. Comme toutes les expériences n'ont pas été faites à la même époque de l'année, on peut se demander si cette différence n'est pas liée à une influence saisonnière. Cependant, comme nous l'avons montré plus haut (cf. 2.4.2.1.), le début de la phase d'activité le deuxième jour de l'expérience, et qui correspond à la fin de la phase N_1 , se situe pratiquement à la même heure en hiver et en été. A la lumière de ces faits, l'hypothèse d'un effet de groupe sur la situation temporelle des phases du rythme nycthémeral n'est pas exclue.

2.5.4.2. Comparaison de nos valeurs à celles de la littérature.

2.5.4.2.1. Consommation d'oxygène au cours de toute l'expérience

Les seules valeurs de la littérature qui sont susceptibles d'être comparées aux nôtres sont celles de FREE et SPENCER-BOOTH (1958) (204) qui ont mesuré la consommation de sirop de sucre de groupes de 10 abeilles pendant 3 jours consécutifs à 15°C:

la consommation moyenne par abeille et par jour est de 47,5 μl de sirop de sucre.

En appliquant les principes de la thermochimie alimentaire et de la thermochimie respiratoire (BKODY, 1945 (205); KAYSER, 1953 (206)), nous pouvons transformer cette valeur en μl d'oxygène par heure et par abeille, ce qui est notre unité habituelle pour exprimer le métabolisme énergétique de l'abeille.

D'après FREE et SPENCER-BOOTH (1958) (207) le sirop de sucre est constitué par deux parts de sucre et d'une part d'eau (en poids). Nous avons fait nous-même un sirop de sucre en respectant les proportions indiquées par ces deux auteurs pour estimer à combien de mg de sucre correspond 1 μl de sirop de sucre. D'après nos mesures, 1 μl de sirop contient 0,9034 mg de sucre (cf. tableau XIII).

Comme 1 mg de sucre correspond à une énergie de 4 cal, et que à 1 cal correspond une consommation de 200 μl d'oxygène (coefficient thermique des glucides de $5 \text{ Kcal} \cdot \text{l}^{-1}$), un μl de sirop de sucre correspond à 724,4 μl d'oxygène consommé. A une consommation de 47,5 μl de sirop de sucre par abeille en 24 heures correspond donc une consommation d'oxygène de $1.431 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$. La valeur que nous avons mesurée est de $1.929 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$.

Cette différence peut être expliquée de deux manières:

1° L'amplitude du rythme nycthéméral du métabolisme énergétique de l'abeille diminue en fonction du temps (cf. 2.3.4.1. et 2.5.3.1.): le niveau élevé de la consommation d'oxygène au cours de la phase D_1 pèse d'autant plus sur le niveau moyen du métabolisme que la durée de l'expérience est courte. Or les expériences de FREE et SPENCER-BOOTH ont duré 3 jours et les nôtres 2 jours seulement.

2° Les expériences de FREE et SPENCER-BOOTH ont eu lieu en hiver. Or, nous mesurons, chez l'abeille isolée en hiver, une consommation d'oxygène moyenne de 1.598 ± 356 (') $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ (N = 8) pour toute la durée de l'expérience. Cette valeur est inférieure à celle mesurée en mai-juin (1.767 ± 301 ('), N = 10), mais la différence entre ces deux moyennes n'est pas statistiquement significative ($F_{EG} = 0,7$; N.S.; k = 2, N = 18).

En tenant compte de ces deux remarques, on constate que nos valeurs sont en bon accord avec celles de FREE et SPENCER-BOOTH (1953) (208).

2.5.4.2.2. Consommation d'oxygène au cours des différentes phases du rythme nycthéméral.

Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de données sur le rythme nycthéméral de la dépense d'énergie, ni de l'abeille isolée, ni de l'abeille en groupe.

Nous pouvons seulement comparer les valeurs que nous avons mesurées au cours de la phase D₁ aux valeurs obtenues par d'autres auteurs ayant effectué des mesures de quelques heures le jour (cf. 2.3.4.3.). De plus, la plupart des expériences effectuées sur des groupes d'abeilles par d'autres auteurs ont été faites à des températures différentes de 15°C et sur des groupes dont l'effectif est différent de 2 ou de 10: elles ne peuvent donc être directement comparées aux nôtres.

Nous comparons d'abord nos valeurs mesurées sur des groupes à 15°C aux valeurs de la littérature les plus directement comparables aux nôtres, c'est-à-dire celles mesurées à la même

(') Demi-intervalle de confiance calculé à p = 0,05.

température. Cette comparaison nous conduira à une étude critique de l'effet du groupement des abeilles sur le métabolisme énergétique de l'individu du groupe. Ensuite, nous procéderons à des comparaisons entre nos valeurs mesurées à d'autres températures sur l'abeille isolée et les valeurs de la littérature mesurée sur des groupes.

2.5.4.2.2.1. Comparaison de nos valeurs, mesurées à 15°C sur des groupes, à celles de la littérature.

Seules certaines expériences calorimétriques de ROTH (1964 (209), 1965 (210)) sont relativement comparables aux nôtres, car elles ont été faites à 15°C, mais sur des groupes de 25 abeilles. Comme elles ont eu lieu le jour et n'ont duré, en général, que 2 heures au maximum, nous pouvons les comparer aux deux premières heures de nos expériences. Nous avons estimé graphiquement sur les figures publiées par ROTH (1964 (211), 1965 (212)) les valeurs de la production de chaleur des abeilles en groupe et les avons exprimées en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ d'oxygène (cf. tableau XIII) en utilisant le coefficient thermique de l'oxygène des glucides ($5 \text{ Kcal}\cdot\text{l}^{-1}$). Les valeurs mesurées par ROTH sont nettement plus faibles que les nôtres: en effet, cet auteur trouve une production de chaleur correspondant à une consommation d'oxygène de 2.040 et de 3.120 $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille (pour des groupes de 25 abeilles), alors que nous mesurons une consommation d'oxygène de 6.881 ± 450 (') $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ entre 12 h et 13 h et de 6.576 ± 292 (') $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ entre 13 h et 14 h ($n = 7$, groupes de 10 abeilles). Les valeurs de ROTH ne sont pas com-

(') Demi-intervalle de confiance de la moyenne calculé
à $p = 0,05$

prises dans l'intervalle de confiance (calculé à $p = 0,05$) de la moyenne de nos mesures, ni dans l'intervalle de confiance calculé à $p = 0,01$. Elles ne sont pas non plus comprises dans l'intervalle de confiance (calculé à $p = 0,01$) de la moyenne de la consommation d'oxygène mesurée au cours de l'ensemble de la phase D_1 : en effet, les limites de cet intervalle sont $5.212 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et $7.002 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ (voir aussi figure 68).

Avant d'expliquer la différence des résultats par une augmentation de l'effectif du groupe (de 10 à 25), il convient de faire la remarque suivante: les mesures de ROTH (1965) (213) ont été faites à l'aide de calorimètres dont la cellule de mesure est hermétiquement fermée. L'oxygène consommé n'est pas remplacé, ni le gaz carbonique absorbé. L'effet combiné de la diminution de la $p\text{O}_2$ et de l'augmentation de la $p\text{CO}_2$ peut expliquer les résultats de ROTH. On sait, en effet, que l'activité, cause essentielle de la dépense d'énergie, diminue lorsque l'air contient moins de 5 pour 100 d'oxygène et plus de 9 pour 100 de gaz carbonique (GUBIN et SMARAGDOVA, 1945 (214); SIMPSON, 1954 (215)).

De telles valeurs de la $p\text{O}_2$ et de la $p\text{CO}_2$ sont atteintes dans une chambre respiratoire hermétique d'autant plus rapidement que le nombre d'individus qui s'y trouve est élevé, que leurs échanges respiratoires sont élevés et que le volume de gaz de la chambre est petit. Si on place 10 abeilles à 15°C dans une chambre respiratoire de 50 ml (volume maximum de la cellule utilisée par ROTH), consommant chacune $6.000 \mu\text{l}$ d'oxygène par heure, toute la réserve d'oxygène de la chambre (environ 10 ml d'oxygène si elle est au départ remplie d'air atmosphérique) serait épuisée en 10 minutes.

Etant intéressé par ailleurs au problème de l'influence de la pO_2 sur la physiologie de l'abeille (STUSSI, 1968)(216), nous étions équipé pour faire des mesures de la consommation d'oxygène de l'abeille à différentes concentrations en oxygène et avons réalisé quelques expériences pour vérifier l'hypothèse que nous avons émise quant à la différence entre nos résultats et ceux de ROTH. Il faut toutefois remarquer que nos expériences se limitent à l'étude de l'influence de la réduction de la pO_2 : l'influence de l'augmentation de la pCO_2 ne peut être examinée simultanément car nos mesures exigent que l'on fixe intégralement le CO_2 .

2.5.4.2.2.2. Influence de la pression partielle d'oxygène sur la consommation d'oxygène de l'abeille.

A. Technique.

Pour faire ces expériences, on purge la chambre respiratoire (l'espace V_r ; cf. 1.2.1.3.1.1.) avec un mélange gazeux dont on connaît les proportions d'oxygène et d'azote. Le mélange gazeux est fait à partir d' O_2 et d' N_2 industriels; ces deux gaz sont envoyés dans un spiromètre de 100 litres muni, sous la cloche, d'un ventilateur qui homogénéise le mélange. La pO_2 du mélange est mesurée à l'aide d'un analyseur à oxygène BECKMAN, modèle 160. Avant d'atteindre la chambre respiratoire, le mélange traverse un échangeur de chaleur qui le place à la température expérimentale.

A la fin des expériences, on contrôle la pO_2 de l'air de la chambre respiratoire: celle-ci est pratiquement égale à la pO_2 du mélange gazeux qui a purgé la chambre. Ceci nous montre que la purge était bien faite.

B. Résultats.

La figure 61 illustre l'influence de la diminution de la pression partielle d'oxygène sur la consommation d'oxygène de groupes de 10 abeilles à 15°C. Les trois niveaux de concentration en oxygène étudiés sont les suivants: environ 20 pour 100 (air atmosphérique, série expérimentale C_1 , cf. 2.5.2., 7 expériences), 10 pour 100 (série C_1 , 4 expériences) et 6 à 7,5 pour 100 (série C_2 , 3 expériences).

Nous avons représenté en hachures l'intervalle de confiance (calculé à $p = 0,05$) de la moyenne m_C de la série C et les moyennes horaires correspondantes de la consommation d'oxygène estimées dans les séries C_1 et C_2 .

1° Métabolisme diurne.

On observe une réduction très marquée de la consommation d'oxygène au cours de la phase diurne D_1 lorsque la pO_2 diminue. En considérant les deux premières heures de l'expérience, la consommation d'oxygène (en $\mu l \cdot h^{-1}$ par abeille) prend les valeurs suivantes:

	12 - 13 h	13 - 14 h	N
Série C	6.881 $\pm$ 450	6.576 $\pm$ 292	7 (demi-intervalle de confiance cal- culé à $p = 0,05$)
Série C_1	4.952	5.134	4
Série C_2	3.029	2.783	3

Les valeurs de la série C_2 sont du même ordre de grandeur que celles mesurées par ROTH (1965) (217) sur des groupes de 25 abeilles à la même température.

Le deuxième jour de l'expérience, il y a peu de différence entre les séries C_1 et C_2 : néanmoins, le métabolisme maximum pendant la phase D_2 est nettement inférieur dans ces deux séries: il est de l'ordre de $2.000 \mu l \cdot h^{-1}$, alors que celui de la série C est de l'ordre de $3.000 \mu l \cdot h^{-1}$. On remarque cependant que dans la série C_2 , la remontée du métabolisme au cours de la phase $N_1 D_2$ est plus lente que dans la série C_1 .

2° Métabolisme nocturne.

Il n'y a pas de différence nette au cours de la phase N_1 . Par contre, au cours de la phase N_2 , les valeurs de la série C_2 sont toutes en dehors de l'intervalle de confiance de m_C (au-delà de la limite supérieure); plusieurs valeurs de la série C_1 sont également à l'extérieur de cet intervalle de confiance, mais elles sont voisines de la limite supérieure.

Dans la série C_2 , l'amplitude du rythme nyctéméral est donc diminuée par rapport à ce que l'on observe dans la série C à la fois par une réduction du métabolisme diurne et par une augmentation du métabolisme nocturne dans le cas de la phase N_2 .

A la lumière de nos expériences, il apparaît que la diminution de la pO_2 dans les cellules des calorimètres utilisés par ROTH (1964 (218), 1965 (219)) peut rendre compte à elle seule de la réduction de la production de chaleur d'une abeille d'un groupe par rapport à la production de chaleur d'une abeille isolée.

Mais la diminution de la pO_2 entraîne-t-elle une réduction de la dépense d'énergie également chez l'abeille isolée?

Des expériences effectuées à 15°C et à 20°C sur des individus isolés, placés à des concentrations décroissantes en oxygène, visent à répondre à cette question.

a) Expériences faites à 15°C.

La figure 62 représente, en traits fins, l'évolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène des quatre groupes de 10 abeilles de la série C_1 (10 pour 100 d'oxygène) et en trait épais l'évolution de la consommation horaire moyenne m_{A_1} de 6 abeilles isolées (série A_1), placées à la même concentration en oxygène (10 pour 100). Cette dernière courbe se mélange bien avec celles de la série C_1 dans la première partie de l'expérience; dans la deuxième partie et à la fin de la phase D_2 , elle dépasse vers le haut les courbes des abeilles en groupes de 10, mais par contre, reste inférieure à ces courbes pendant la phase N_2 .

La figure 63 représente, en fonction du temps, l'intervalle de confiance (calculé à $p = 0,05$) des moyennes horaires m_{A_1} (moyennes horaires de la consommation d'oxygène des 6 abeilles de la série A_1) et les moyennes m_{C_1} aux heures correspondantes. La courbe des moyennes m_{C_1} est à l'intérieur des limites de confiance de m_{A_1} , sauf pendant certaines heures au cours de la phase N_1 et pendant toute la phase N_2 .

Ces expériences montrent que chaque abeille individuelle est sensible à la diminution de la pO_2 . La comparaison entre les séries A_1 et C_1 montre, qu'au cours des heures diurnes, la réduction du métabolisme est la même: la réaction de l'abeille isolée à une diminution de la pO_2 est la même que celle d'une abeille d'un groupe de 10. Par contre, au cours des heures nocturnes, en particulier au cours de la phase N_2 , l'abeille d'un groupe de 10 consomme en moyenne davantage d'oxygène que l'abeille isolée.

La consommation d'oxygène de l'abeille isolée de la série A_1 pendant la phase N_2 est de $114 \pm 37,4$ (') $\mu l \cdot h^{-1}$, $N = 6$. Cette valeur est voisine de la consommation d'oxygène de repos de l'abeille à cette température (cf. 2.3.3.2.3.). Une abeille d'un groupe de 10 de la série C_1 consomme en moyenne au moins $400 \mu l \cdot h^{-1}$ d'oxygène pendant la phase N_2 , soit pratiquement quatre fois plus qu'une abeille isolée: les abeilles d'un groupe de 10 - ou au moins une partie d'entre elles - ne sont donc pas au repos pendant cette phase.

La différence entre les séries A_1 et C_1 peut être liée à des facteurs psychophysiologiques liés au groupement des abeilles; selon toute vraisemblance, cet effet de groupe se traduit par une plus grande activité musculaire des abeilles en groupe, et non pas par une action directe de facteurs psychophysiologiques sur le métabolisme énergétique.

b) Expériences faites à 20°C.

Les figures 28, 64, 65, 66 et 67 illustrent l'influence de la diminution de la pO_2 sur la consommation d'oxygène de l'abeille isolée à 20°C. Nous avons étudié cinq niveaux de concentration en oxygène: 20-21 pour 100 (fig. 28), 15 pour 100 (fig. 64), 10 pour 100 (fig. 65), 5 pour 100 (fig. 66) et 2 pour 100 (fig. 67). A chaque niveau, nous avons enregistré la consommation d'oxygène de 6 abeilles différentes.

Le tableau XXII contient les moyennes et écarts-types correspondants de la consommation d'oxygène au cours des phases D_1 , D_2 , N_1 et N_2 .

Il apparaît de manière très nette que l'amplitude du rythme nycthémeral diminue lorsque la concentration en oxygène diminue.

(') Ecart-type.

La diminution de l'amplitude du rythme nycthéméral est due à la réduction de la consommation d'oxygène au cours des phases diurnes. En effet, la consommation d'oxygène nocturne des abeilles n'est pratiquement pas modifiée par l'abaissement de la concentration en oxygène. Cette réduction diurne du métabolisme énergétique n'apparaît que lorsque la concentration en oxygène atteint une valeur comprise entre 10 et 15 pour 100. Nos mesures montrent que le métabolisme énergétique de l'abeille diminue à des concentrations en oxygène nettement plus élevées que ne laissent prévoir les observations de GUBIN et SMARAGDOVA (1946) (222) et de SIMPSON (1954) (223) qui situent à 7 pour 100 d'oxygène la limite inférieure pour laquelle les abeilles paraissent souffrir de l'appauvrissement en oxygène. Nous observons effectivement que les abeilles supportent très bien l'appauvrissement de l'atmosphère en oxygène dans des mélanges gazeux O_2-N_2 dont la concentration en oxygène est comprise entre 5 et 21 pour 100: elles sont en bon état physiologique à la fin de l'expérience. Par contre, lorsque la concentration en oxygène est de 2 pour 100, une abeille sur deux meurt avant la fin de l'expérience; mais à cette concentration, la consommation d'oxygène reste très faible et le rythme nycthéméral disparaît presque tout à fait.

Ces résultats confirment et étendent ceux obtenus à $15^{\circ}C$ et montrent que l'abeille isolée réagit, à cette température aussi, à un abaissement de la pO_2 par une réduction de ses échanges respiratoires. Il est probable qu'à d'autres températures, l'abeille isolée réagisse de la même manière à une diminution de la pO_2 . La très forte résistance de cet insecte à un tel appauvrissement en oxygène est une propriété que l'on rencontre chez de nombreux insectes (EDWARDS, 1953) (224).

A l'aide de l'étude critique précédente, nous démontrons:

1° qu'à 15°C, le fait de placer plusieurs abeilles en groupe ne modifie pas leur métabolisme énergétique à condition que le groupement ne modifie pas les conditions physiques régnant dans la chambre respiratoire;

2° que l'on peut provoquer une réduction du métabolisme énergétique, même chez l'abeille isolée, en diminuant la pO_2 de l'air de la chambre respiratoire, ceci aussi bien à 15° qu'à 20°C.

L'ensemble de nos mesures nous conduit à penser que les observations de ROTH concernant l'influence du groupement sur la production de chaleur de l'individu s'expliquent non pas par des modifications psychophysiologiques au niveau des individus, mais par des modifications des conditions physiques du milieu (épuisement de l'oxygène et accumulation du gaz carbonique). Il apparaît ainsi, à notre avis, que les résultats de ROTH se rangent, non pas parmi les effets de groupe, comme le pense l'auteur, mais parmi les effets de masse. L'accord entre nos résultats et ceux de FREE et SPENCER-BOOTH (1958) semble confirmer notre hypothèse.

En nous appuyant sur les résultats précédents, nous abordons maintenant la comparaison entre nos valeurs mesurées sur l'abeille isolée et les valeurs de la littérature obtenues sur des groupes d'abeilles placées à d'autres températures.

2.5.4.2.2.3. Comparaison de nos valeurs, mesurées sur l'abeille isolée, aux valeurs mesurées sur des groupes d'abeilles (températures différentes de 15°C).

Quatre auteurs (PARHON, 1909 (225); STEIDLE (cf. ZANDER, 1921) (226); FREE et SPENCER-BOOTH, 1958 (227); ROTH, 1964 (228), 1965 (229)) ont estimé la dépense énergétique de l'abeille à partir de mesures effectuées sur des groupes. Comme les expériences de PARHON et de ROTH n'ont duré que 2 heures au maximum, nous comparons leurs valeurs à la consommation d'oxygène moyenne que nous mesurons au cours de la phase D₁. Parmi les valeurs publiées par PARHON, nous choisissons pour la comparaison celles qui ont été mesurées au printemps et en hiver car nos propres expériences ont eu lieu en mai-juin, et en décembre-janvier.

Les mesures de FREE et SPENCER-BOOTH (1958) (230) sont des moyennes se rapportant à trois jours d'expériences faites en hiver. Pour nous placer dans les meilleures conditions possibles pour effectuer la comparaison, nous comparons les valeurs mesurées par ces auteurs sur les groupes de 10 abeilles au niveau moyen de la consommation d'oxygène de l'abeille d'hiver que nous avons estimé à partir de toute la durée de l'expérience (45 heures).

Quant aux valeurs de STEIDLE, nous ne savons comment les comparer, car nous ne connaissons pas les conditions expérimentales dans lesquelles elles ont été mesurées.

Nous avons exprimé toutes les valeurs originales en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ d'oxygène (cf. tableau XIII).

La figure 68 illustre la comparaison, à différentes températures, entre nos valeurs et celles de la littérature.

Nous avons représenté nos valeurs d'été (phase D₁) et nos valeurs d'hiver (toute l'expérience) sous la forme de bandes hachurées représentant l'intervalle de confiance de la moyenne calculé à $p = 0,05$ et estimé à cinq températures.

Les valeurs de PARHON et de ROTH sont du même ordre de grandeur sauf à 10°C où celles de PARHON sont plus faibles. La réaction de thermogenèse au froid apparaît nettement. A même température, toutes les valeurs de ces deux auteurs sont inférieures à celles que nous avons mesurées sur l'abeille isolée.

Nous avons toutes les raisons de penser que cette différence provient du fait que les abeilles en groupes ne sont pas dans les mêmes conditions physiques que l'abeille isolée. Dans les expériences de ROTH, les abeilles, placées dans une cellule où il n'y a pas de renouvellement d'air, réduisent leur métabolisme énergétique sous l'effet de la diminution de la pO_2 .

Dans les expériences de PARHON, les abeilles sont placées dans un appareil de mesure de la consommation d'oxygène en circuit fermé: une pompe fait circuler l'air et le CO_2 est fixé à la sortie de la chambre respiratoire.

Comme le nombre d'abeilles placées par PARHON dans la chambre respiratoire est élevé (de 200 à 500), il y a formation d'une grappe; les conditions physiques des abeilles dans la grappe peuvent être très différentes de celles de l'abeille isolée: température plus élevée que la température expérimentale, pCO_2 plus élevée et pO_2 plus faible en raison de la mauvaise diffusion des gaz dans la grappe. De plus, le volume d'air du circuit fermé est d'au moins 5 litres: un tel volume rend difficile l'expulsion du CO_2 de la chambre respiratoire

car il faudrait un débit d'air très élevé (HEUSNER, 1955 (231), 1963 (232)), ce qui n'est certainement pas réalisé dans l'appareil utilisé par PARHON. L'apport en oxygène étant conditionné par la fixation du CO_2 , si une partie de ce gaz n'est pas fixé, la pO_2 de l'air du circuit s'abaisse.

Comme les variations de ces deux facteurs dans la grappe (température, pO_2) agissent dans le sens d'une réduction du métabolisme énergétique, les faibles valeurs de PARHON peuvent s'expliquer par la modification des conditions physiques des abeilles dans le groupe. Cette hypothèse est d'autant plus plausible que dans le cas des mesures effectuées au printemps, la consommation d'oxygène exprimée par abeille est d'autant plus faible que le poids du groupe d'abeilles placé dans la chambre respiratoire (autrement dit, le nombre d'abeilles dans le groupe) est plus élevé. On peut, par ailleurs, se demander si certaines variations saisonnières (cf. tableau XII), observées par PARHON, ne sont pas simplement dues au fait qu'en hiver l'effectif des groupes d'abeilles étudiés est systématiquement plus faible qu'en été.

Les valeurs de FREE et SPENCER-BOOTH (1958) (233) sont en accord avec nos valeurs d'hiver se rapportant à toute la durée de l'expérience (45 heures) et qui sont les suivantes:

15°C	$1.598 \pm 356 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$	n = 3	intervalle de confiance calculé à p = 0,05
20°C	1.198 ± 344	"	n = 7
25°C	923 ± 348	"	n = 6
30°C	717 ± 238	"	n = 6
35°C	386 ± 106	"	n = 6

Quant aux valeurs de STEIDLE (cf. ZANDER, 1921 (234)) (cf. 2.3.4.3.1.), elles se rapprochent des valeurs que nous mesurons pendant la phase nocturne (cf. 2.3.3.2.3. et tableau IX).

2.5.5. Conclusion.

L'ensemble de nos résultats, présentés dans ce chapitre, et leur comparaison à ceux de la littérature, nous permettent de faire les remarques suivantes:

1° La réaction de thermogenèse au froid peut être mise en évidence non seulement chez l'abeille isolée, mais aussi chez les abeilles en groupe.

On est donc en droit d'admettre que, dans les conditions de la ruche, également, les abeilles réagissent à une diminution de la température ambiante par une augmentation de la production de chaleur.

2° Le groupement des abeilles dans la ruche protège, certes, l'individu contre le froid; encore faut-il que ce groupement n'ait pas pour conséquence une diminution de la pO_2 entraînant la réduction du métabolisme énergétique, car la puissance de chauffe du "thermostat-ruche" (cf. 3.2.2.) s'en trouverait affaiblie. Comme nous le verrons au paragraphe 3.2.3., la ventilation maintient la concentration en oxygène de l'air de la ruche au dessus de 15 pour 100. Or, dans ces conditions, le métabolisme énergétique ne se trouve pas réduit (cf. 2.5.4.2.2.2.).

2.6. RESULTATS OBTENUS SUR D'AUTRES HYMENOPTERES SOCIAUX.

On a décrit des mécanismes régulateurs de la température des nids d'autres hyménoptères sociaux: chez les guêpes et les frelons (HIMMER, 1927b (235), 1931; WEYRAUCH, 1936 (236)), les bourdons (cf. BERNARD, 1951b (237)), les Polistes (STEINER, 1930 (238)) et les fourmis (STEINER, 1925, 1939 (239)). La régulation de la température du nid est moins efficace dans le cas des Polistes et des fourmis.

Il était donc intéressant de savoir si le métabolisme énergétique de ces espèces sociales présente les mêmes particularités que chez l'abeille, notamment en ce qui concerne la réaction de thermogenèse au froid.

Nous avons enregistré la consommation d'oxygène de bourdons (ouvrières du genre *Bombus*), de guêpes (ouvrières et femelles fondatrices du genre *Vespula*) (STUSSI et HEUSNER, 1963a (240)), de frelons (ouvrières du genre *Vespa*) et d'un *Xylocopa* (espèce d'un genre voisin des bourdons). Les expériences les plus nombreuses ont été faites sur les guêpes ouvrières.

2.6.1. Résultats obtenus sur les guêpes ouvrières.

Les guêpes sont capturées entre le 15.9. et le 15.10. dans la nature, la veille ou le jour-même du début des mesures. Celles qui sont capturées la veille sont placées dans un terrarium de 1 m³ environ où elles peuvent voler et s'approvisionner en nourriture (miel) et en eau. Elles supportent très bien ces conditions pendant plusieurs jours.

La chambre respiratoire employée est la même que celle des abeilles butineuses: on y ajoute cependant des débris de

papier filtre. Les expériences sont faites sur des guêpes isolées. Quant aux autres conditions expérimentales, elles sont décrites au chapitre 1.6.

Les figures 69, 70, 71 et 72 représentent l'évolution de la consommation d'oxygène de guêpes ouvrières isolées à 15, 20, 25 et 30°C. On observe les mêmes phénomènes que chez l'abeille:

a) une variation nycthémerale de la consommation d'oxygène caractérisée par une phase diurne où le métabolisme est élevé et une phase nocturne où il est faible.

b) une réaction de thermogenèse au froid liée à la phase diurne.

Ces deux caractéristiques se manifestent également chez les guêpes femelles fondatrices.

Le tableau XXIII contient une première estimation des niveaux diurnes et nocturnes du métabolisme énergétique de la guêpe ouvrière isolée. Pour chaque température, nous avons estimé d'après l'aspect global donné par les figures 69, 70, 71 et 72 les limites temporelles (L.T.) des phases diurnes et nocturnes: le découpage du cycle nycthémeral est donc le même dans toutes les expériences faites à la même température.

La consommation d'oxygène diurne (phase D₁ et D₂) augmente quand la température diminue. La consommation d'oxygène nocturne est la plus faible à 15°C. Aux autres températures, elle est plus élevée, mais on ne remarque pratiquement pas de différence entre ces trois températures. Comme le poids frais initial des guêpes étudiées est du même ordre de grandeur que celui des abeilles ('), nous pouvons comparer directement la

(') Certaines guêpes ayant séjourné la nuit au terrarium se sont nourries de miel: leur poids frais initial est donc trop élevé en raison de l'accumulation de miel dans la

consommation d'oxygène de la guêpe à celle de l'abeille à la même température. On constate plusieurs différences par rapport à l'abeille:

1° en moyenne, la réaction de thermogenèse diurne au froid est un peu moins accentuée que chez l'abeille à 15 et à 20°C; lorsqu'on examine les figures 69 et 70, on voit que certains individus présentent au cours des phases diurnes une consommation d'oxygène du même ordre de grandeur que celle de l'abeille, d'autres par contre, réagissent très peu à l'abaissement de la température, leur consommation d'oxygène restant très faible.

2° à 25 et à 30°C, le métabolisme diurne de la guêpe est nettement plus faible que celui de l'abeille butineuse et même de l'abeille d'hiver. La forme des courbes obtenues à 30°C rappelle celle enregistrée chez l'abeille à 35°C (faible amplitude du cycle nycthéral), mais le niveau moyen de la consommation d'oxygène reste élevé (de l'ordre de 800 à 1.000 $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$).

3° pendant les phases nocturnes, la guêpe est rarement à l'état de repos sauf à 15°C.

4° la mortalité des guêpes à 30°C est assez élevée: certaines guêpes supportent très bien cette température, d'autres beaucoup moins bien: seulement 6 guêpes sur 10 présentaient à la fin de l'expérience un bon état physiologique; trois étaient mortes et une se trouvait en mauvais état.

A 35°C, la mortalité est encore plus grande: aucune guêpe, placée à cette température, n'a survécu: elles meurent environ 12 heures après le début des mesures, parfois même avant.

La forte mortalité à 35°C n'est pas due au fait que nos expériences ont eu lieu entre le 15.9. et le 15.10., période qui correspond au déclin du nid de guêpes (BERLAND, 1958)(241). En effet, elle se retrouve d'une part chez les ouvrières au cours des mois d'été, d'autre part chez les femelles fondatrices du même genre capturées au printemps (entre le 15.5. et le 10.7.) et chez les frelons (capturés entre le 15.9. et le 15.10.). Ce fait est sans doute en rapport avec les observations de HIMMER (1927b (242), 1931 (243)) qui montre que la température moyenne du couvain chez les guêpes est inférieure de près de 5°C (30,7°C) à la température moyenne du couvain de ruches d'abeilles (35°C).

Il y a probablement aussi un rapport entre la plus faible température du couvain des guêpes et la plus faible capacité de thermogénèse au froid de la guêpe.

2.6.2. Résultats obtenus sur les frelons, les bourdons et le Xylocope.

Les observations que nous avons faites sur les frelons montrent que le métabolisme énergétique de ce genre le rapproche beaucoup plus des guêpes que des abeilles.

Par contre, les expériences faites sur les bourdons et le Xylocope révèlent que ces genres d'animaux se rapprochent beaucoup plus des abeilles que des guêpes: à la même température, les enregistrements de la consommation d'oxygène des bourdons ouvrières ressemblent tout à fait à ceux obtenus chez l'abeille au point de s'y méprendre. De plus, les bourdons supportent très bien la température de 35°C.

Nos premiers résultats indiquent que la capacité de thermogénèse au froid des bourdons ouvrières est du même ordre de grandeur que celle des abeilles ouvrières.

La présence d'une réaction de thermogénèse au froid n'est donc pas une propriété spécifique des abeilles. On la rencontre chez d'autres hyménoptères sociaux: il semble qu'elle soit mieux développée chez les représentants de la superfamille des Apoidea ou Abeilles que chez ceux de la superfamille des Vespoidea (BERLAND, 1958) (244). D'après une communication personnelle de A. HEUSNER, des mesures de la consommation d'oxygène de la fourmi indiquent que ce genre d'animal ne présente pas de réaction de thermogénèse au froid. C'est aussi dans ce genre que la régulation thermique du nid est la plus rudimentaire (STEINER, 1925 (245), 1929 (246)).

3. TROISIEME PARTIE: DISCUSSION GENERALE.

3.1. Position du problème.

Lorsque nous avons entrepris nos recherches sur l'énergétique de l'abeille, nous nous proposons:

1° de faire une étude détaillée du métabolisme énergétique de l'abeille, ce qui manquait jusqu'ici.

2° d'analyser à la lumière des résultats obtenus chez l'abeille isolée quelques problèmes énergétiques de la ruche et ainsi contribuer à une meilleure compréhension de la régulation du microclimat de la ruche (température et composition gazeuse de l'atmosphère des nids d'abeilles ou des ruches).

3° de situer le métabolisme énergétique de l'abeille par rapport à celui des autres espèces animales.

Nous avons déjà discuté dans la deuxième partie de ce travail les différents aspects dynamiques du métabolisme énergétique de l'abeille. Nous limiterons donc la discussion générale aux deux derniers problèmes.

Nos résultats ayant été obtenus chez l'abeille isolée, il convient d'être très prudent dans l'interprétation qui vise à expliquer le fonctionnement du thermostat-ruche, en raison de la nature très particulière des liens qui existent dans cette espèce animale entre l'individu et le groupe.

En effet, la vie en groupe de l'abeille avait frappé l'imagination de nombreux naturalistes qui en ont donné des interprétations très différentes, directement en rapport avec la pensée de l'époque à laquelle elles ont été proposées.

C'est ainsi, par exemple, qu'au XVIII^e siècle (1933), la ruche était considérée comme un état, ayant à sa tête un roi "dont le devoir est de maintenir la cohésion du groupe, de le commander ..." (cité par KLEIN, 1906)(247).

Au XVIII^e siècle, REAUMUR (1740) (248), puis LAVOISIER (Oeuvres Posthumes, 1893) (249) emploient le terme de mère abeille au lieu de reine, et le terme de "république" pour la colonie.

La ruche a également été comparée à une famille (cf. KLEIN, 1906) (250).

C'est Johann MEHRING qui, en 1869, applique le concept d'organisme à la ruche. Cette conception a séduit de nombreux auteurs, mais a également suscité de vives polémiques (HUEBNER, 1921; GOETZ, 1943) (251). Elle a encore cours à l'heure actuelle où l'on parle de superorganisme (EMERSON, 1952; CHAUVIN, 1954) (252), quoique ce terme se fasse de plus en plus rare (WILSON, 1967) (253). L'imprécision du terme "organisme" (') a, pensons-nous, contribué au succès d'une telle conception.

Dans son acception la plus générale - ensemble organisé - ce terme s'applique effectivement à la ruche. Par contre, dans son sens le plus restreint, il convient parfaitement à l'individu abeille.

(') Voici les définitions du mot organisme que nous avons trouvées:

- 1° Ensemble des organes qui constituent un être vivant (Petit Larousse, 1967; Petit Robert, 1967)
- 2° Tout être vivant doté ou non d'organes (Petit Robert, 1967)
- 3° Disposition en substance organisée (Petit Littré, 1959)
- 4° Corps organisé ayant ou pouvant avoir une existence séparée (Petit Littré, 1959)
- 5° Ensemble organisé (Petit Robert, 1967).

Cependant, le concept d'organisme peut conduire à des conclusions erronées lorsqu'il est utilisé pour expliquer une observation faite dans des conditions mal définies: par exemple, on a voulu expliquer la faible survie de l'abeille comme l'effet de la suppression de liens vitaux qui la relie à la société. Inversement, on a trouvé argument dans cette observation pour justifier le concept d'organisme.

Nous sommes parfaitement conscient que si l'abeille isolée n'était "qu'une pièce détachée sans grande importance, presque sans existence individuelle" ou "un individu qui ne peut que mourir en quelques heures lorsqu'il est privé de ses semblables" (CHAUVIN, 1963a)(254), les conclusions que nous tirerons d'expériences faites sur de tels animaux n'auraient guère de signification biologique et même physiologique.

Nous avons pourtant décidé de faire des expériences sur l'individu isolé ou de petits groupes d'abeilles (2 ou 10 individus) parce qu'il est encore possible de contrôler rigoureusement l'ensemble des conditions physiques de l'expérience (pO_2 , pCO_2 , température) et de placer chaque individu dans les mêmes conditions. Cela n'est guère possible dans des situations expérimentales se rapprochant davantage des conditions de la ruche, par exemple en utilisant des groupes d'abeilles d'effectif plus important. En effet, le groupement des individus entraîne une hétérogénéité de la température (FREE et SPENCER-BOOTH, 1958)(255), de la pO_2 , de la pCO_2 au niveau des individus: il est donc pratiquement impossible de connaître exactement les conditions dans lesquelles se trouve chaque individu; même l'évaluation de la valeur moyenne de ces facteurs est difficile: les résultats expérimentaux obtenus sur

des groupes d'abeilles d'effectifs plus importants sont donc beaucoup moins bien définis. L'incertitude qui pèse sur eux peut conduire à des interprétations erronées.

De plus, des expériences préliminaires nous ont montré qu'une abeille butineuse, prélevée au trou d'envol d'une ruche et placée isolément dans des conditions microclimatiques aussi voisines que possible de celles de la ruche peut vivre jusqu'à trois semaines (HEUSNER et STUSSI, 1964)(256). Or, l'âge minimum auquel une abeille commence à butiner est d'environ 20 jours (RÖSCH, 1925)(257). Comme la durée de vie d'une abeille en été est de l'ordre de 4 à 5 semaines (RÖSCH, 1925 (258); DEMUTH, 1926 (259); FREE et SPENCER-BOOTH, 1959 (260)), la longévité de l'abeille n'est donc pratiquement pas modifiée par l'isolement.

Par ailleurs, la faible mortalité que nous avons observée dans nos conditions expérimentales très variées de température et de pO_2 démontre que l'abeille n'est pas un animal "qui ne peut que mourir en quelques heures lorsqu'il est privé de ses semblables".

En outre, diverses observations nous montrent que le bon état physiologique de l'abeille est conservé pendant toute la durée de l'expérience:

a) la manifestation du rythme nycthéméral est en faveur d'un fonctionnement normal de l'organisme,

b) les tests en fin d'expérience (cf. 1.6.4.) montrent que l'abeille n'est pas épuisée,

c) les facultés psychophysiologiques de l'abeille sont conservées. En effet, nous avons observé à l'aide d'abeilles marquées que celles-ci retournent spontanément à leur ruche

d'origine après un séjour de 45 heures dans la chambre respiratoire.

Reste à expliquer la divergence entre nos observations et celles signalées par d'autres auteurs (GRASCE et CHAUVIN, 1944 (261); VON FRISCH, 1953 (262); CHAUVIN, 1963a (263)). Nous n'avons pas abandonné l'abeille à elle-même, car effectivement dans ce cas elle meurt en peu de temps. Nous lui avons donc apporté quelque chose d'essentiel qui lui est normalement fourni par la société. Nous arrivons ainsi à la conclusion qu'on peut distinguer dans la ruche deux fonctions, différant par leur nature et par leur rôle biologique:

1° le rassemblement d'un grand nombre d'individus permet de créer un microclimat adapté aux besoins de l'individu et à son développement (SIMPSON, 1961) (264). Ce microclimat peut être reproduit au laboratoire, ce qui démontre que l'on peut artificiellement remplacer cette fonction de la société des abeilles. Cette suppléance permet le maintien en vie de l'individu et même, dans une certaine mesure, le développement du couvain (JAY, 1961) (265).

2° l'abeille, en tant qu'individu vivant au sein de la société d'abeilles, est soumise à un ensemble de stimulations psychophysiologiques auxquelles elle répond différemment selon son état physiologique. Les interactions psychophysiologiques ont pour but d'intégrer l'individu à la société et d'assurer la survie de l'espèce. Cette fonction de la société ne peut être remplacée par des conditions artificielles.

Il est certain qu'une abeille, isolée ou en groupe, placée dans une chambre respiratoire, se comporte, du point de vue biologique, différemment d'une abeille qui reste en société

dont elle ne constitue qu'un membre. Mais cela ne veut pas dire, a priori, que la physiologie d'une abeille placée dans des conditions expérimentales, soit fondamentalement différente de celle d'une abeille vivant en société.

Un essai d'interprétation quantitative des principaux phénomènes énergétiques de la ruche à partir des données obtenues chez l'abeille isolée doit permettre d'élucider cette question. Cette méthode est analogue à celle qui a été utilisée dans les expériences de sommation de la consommation d'oxygène des différents tissus d'un mammifère en vue de la comparer à la consommation d'oxygène du mammifère entier (FIELD et coll., 1939 (266); HUSTON et MARTIN, 1954 (267); HEUSNER, 1963 (268)) ou pour calculer la dépense énergétique de populations de souris sauvages à partir de la mesure de la dépense énergétique de l'individu (McNAB, 1963) (269).

3.2. ETUDE QUANTITATIVE DE LA THERMOREGULATION DE LA RUCHE.

3.2.1. Introduction.

Le fait le plus frappant dans nos résultats est la capacité de l'abeille isolée de répondre à un abaissement de la température ambiante par une augmentation de sa dépense d'énergie.

Cette réaction métabolique au froid rappelle celle que l'on observe chez les homéothermes placés aux températures

inférieures à celle de la neutralité thermique (GIAJA, 1938)(270). L'augmentation de la thermogenèse des homéothermes en réponse à un abaissement de la température ambiante leur permet de maintenir constante leur température centrale. La réaction analogue que nous observons chez l'abeille isolée est certainement liée à la régulation de la température de la ruche.

Si la ruche est effectivement un thermostat, nous pouvons analyser son fonctionnement de la même façon que celui d'un thermostat physique.

La quantité de chaleur perdue par unité de temps (vitesse de déperdition de la chaleur) est proportionnelle au gradient thermique entre l'intérieur et l'extérieur de l'enceinte thermostatée et à la conductance thermique globale de l'enceinte.

$$(43) \quad \dot{Q} = (\theta_i - \theta_e) \cdot K$$

θ_i : température interne

θ_e : température externe

K : conductance thermique globale.

Pour que la température interne soit maintenue constante, il faut que la vitesse de production de chaleur soit égale à la vitesse de déperdition.

On peut distinguer deux cas dans le fonctionnement d'un thermostat:

1° Température extérieure constante.

Dans ce cas, le thermostat se met dans un état de régime stationnaire et la vitesse de production de chaleur est égale à $\dot{Q}$ (relation 43).

2° Température extérieure variable.

La relation (43) montre qu'à une puissance de chauffe donnée, la température Θ_i varie quand la température extérieure Θ_e change ou quand la conductance thermique globale K est modifiée (courant d'air, variation du degré hygrométrique, rayonnement). A ce moment le thermostat réagit et il s'installe un régime transitoire dont la durée dépend essentiellement, dans le cas d'une augmentation de la température, de l'intensité des mécanismes de thermolyse, et dans le cas d'un abaissement de la température, de la puissance de chauffe.

Nous nous sommes essentiellement intéressé à mettre nos résultats en rapport avec les phénomènes énergétiques qui se produisent dans une ruche au cours de régimes stationnaires. Ceci nous a amené à examiner l'état de la ruche en été, d'une part, quand la température extérieure est telle que la température de la ruche peut être maintenue passivement (neutralité thermique), d'autre part, quand la température de la ruche ne peut être maintenue que par des mécanismes thermorégulateurs: nous distinguerons la lutte contre l'échauffement et celle contre le refroidissement; ce dernier point nous conduira à étudier l'état de la ruche en hiver.

Dans cette étude, la puissance de chauffe de la ruche est une donnée fondamentale qu'il faut connaître pour faire une étude quantitative du fonctionnement du thermostat-ruche.

3.2.2. Estimation de la puissance de chauffe d'une ruche en été.

3.2.2.1. Détermination de la puissance de chauffe à l'aide d'une ruche vide.

Pour déterminer cette puissance, nous avons placé dans une ruche en bois d'environ 58 litres (longueur: 67 cm; hauteur: 32,5 cm; largeur: 26,5 cm) sans cadres ni abeilles, une ampoule électrique recouverte par une feuille d'aluminium et un petit ventilateur qui homogénéise la température dans la ruche. La température est relevée à trois endroits différents de la ruche (θ_1 , θ_2 , θ_3) (fig. 73). La mesure des températures n'est pas faussée par le rayonnement en lumière visible, ce dernier étant arrêté par la feuille d'aluminium.

La disposition des éléments est schématisée dans la figure 73. Le ventilateur crée un courant d'air de l'arrière vers l'avant.

La ruche qui contient ces éléments est placée dans une enceinte thermostatée à $15 \pm 0,1^\circ\text{C}$; cette température est approximativement égale à la température moyenne entre avril et octobre à Strasbourg (DONICHEFF et KAYSER, 1934 (271); KAYSER, 1961 (272)).

Nous avons établi la courbe de variation de la température dans le temps et déterminé la température d'équilibre de la ruche pour les puissances suivantes: 10 Watts (ventilateur seul), 35, 50 et 70 Watts (ventilateur + ampoule électrique).

La figure 74, établie pour une puissance de chauffe de 50 Watts, montre que les trois températures θ_1 , θ_2 et θ_3 évoluent d'une manière pratiquement exponentielle en fonction du temps. Nous avons obtenu des résultats semblables aux autres puissances de chauffe étudiées. La figure 75 représente la relation entre la puissance de chauffe et le gradient thermique d'équilibre correspondant. Nous avons choisi le gradient entre la température θ_2 et la température extérieure θ_e , car θ_2 a une valeur comprise entre θ_1 et θ_3 . L'équation de la droite de la figure 75 s'écrit:

$$(44) \quad W = 3,6 (\theta_2 - \theta_e)$$

où 3,6 (exprimés en Watts par degré) est la conductance thermique globale de la ruche vide.

Ce résultat montre que la ruche vide se comporte du point de vue thermique comme le prévoit la théorie de l'écoulement de chaleur (relation 43).

Pour maintenir la température à 35°C dans cette ruche d'expérience, il faut une puissance de l'ordre de 72 Watts lorsque la température extérieure est de 15°C.

3.2.2.2. Détermination de l'effectif d'une colonie d'abeilles dont la puissance de chauffe est de 72 Watts.

Comme nous connaissons la consommation d'oxygène de l'abeille isolée à 35°C, nous pouvons calculer combien d'abeilles sont nécessaires pour obtenir une puissance de chauffe de 72 Watts.

La consommation d'oxygène $\dot{V}_{O_2}$ étant exprimée en $\mu l \cdot h^{-1}$, la production de chaleur d'une abeille est égale à:

$$(45) \quad 5 \cdot 10^{-6} \cdot \dot{V}_{O_2} \text{ Kcal} \cdot h^{-1}$$

si on utilise le coefficient thermique de l'oxygène des glucides (cf. 1.1.3.1.1.).

Une production de chaleur de $1 \text{ Kcal} \cdot \text{sec}^{-1}$, exprimée en Watts, est égale à $4,18 \cdot 10^3$ Watts.

La puissance P développée par une abeille, exprimée en Watts, est donc égale à:

$$(46) \quad P = \frac{5 \cdot 10^{-6} \cdot 4,18 \cdot 10^3}{3.600} \cdot \dot{V}_{O_2} = 0,581 \cdot 10^{-5} \cdot \dot{V}_{O_2}$$

Le nombre N d'abeilles nécessaire pour réaliser une puissance de 72 Watts est égal à:

$$(47) \quad N = \frac{72}{P} = 123,9 \cdot 10^5 \cdot \frac{1}{\dot{V}_{O_2}}$$

Le tableau XXIV contient dans la première ligne les valeurs de consommation d'oxygène de l'abeille isolée aux mois de mai-juin au cours des phases diurnes D_1 et D_2 et des phases nocturnes N_1 et N_2 (cf. 2.3.3.); dans la deuxième ligne figurent les nombres d'abeilles estimés à l'aide de la relation (47).

Les résultats contenus dans ce tableau appellent les remarques suivantes:

1° On admet, en général (ZANDER, 1921)(273), que l'effectif d'une colonie d'abeilles est compris entre 10.000 et 80.000 individus. Pratiquement, tous les nombres d'abeilles que nous avons estimés se situent dans cet intervalle.

Ce résultat montre que le métabolisme énergétique des abeilles est suffisant pour expliquer la thermogenèse de la ruche. Cette conclusion a déjà été entrevue par HUBER (1814) (274) pour qui "la température élevée que ces mouches entretiennent sans effort dans leur ruche résulte de leur respiration même comme la chaleur naturelle de tous les animaux".

2° La ruche d'expérience qui nous a servi pour déterminer les puissances de chauffe (cf. 3.2.2.1.) peut contenir 20 cadres (cf. 3.2.3.). Selon les apiculteurs de la région, une ruche de cette taille peut héberger à la belle saison entre 35.000 et 45.000 abeilles.

Les effectifs nocturnes que nous avons déterminés sont du même ordre de grandeur, ce qui montre que la production de chaleur nocturne - minimum du rythme nycthéméral à 35°C - est suffisante pour compenser les pertes de chaleur de la ruche.

3° La température du couvain est pratiquement constante pendant tout le nycthémère. Elle varie au plus de 0,2 à 0,4°C (HESS, 1926)(275).

Ce fait semble en contradiction avec la variation nycthémérale de la réaction de thermogenèse au froid de l'abeille isolée. Les remarques suivantes sont cependant nécessaires.

Lorsque la température ambiante est plus élevée le jour, le gradient thermique entre la ruche et l'extérieur est plus faible. Le nombre d'abeilles nécessaire pour atteindre la puissance de chauffe qui maintient la température de la ruche

à 35°C le jour est donc inférieur à celui de la nuit. Le départ des abeilles butineuses de la ruche le jour, favorisé par l'élévation de la température extérieure, entraîne une diminution de la puissance de chauffe de la ruche. La température du couvain peut donc garder le même niveau le jour et la nuit.

Pourtant on peut se demander si ce mécanisme est suffisant pour expliquer la thermorégulation de la ruche le jour. En effet, si l'on considère l'activité des abeilles, on peut en distinguer deux types:

a) une activité globale et constante pendant tout le cycle nycthéméral, nécessaire pour soigner le couvain, nettoyer la ruche, etc. D'après LINDAUER (1952)(276), les jeunes abeilles qui font ce travail ne présentent même pas de rythme nycthéméral. Pourtant, nous avons constaté (STUSSI, 1967a)(277) qu'une abeille, âgée de un jour, présente un rythme nycthéméral de sa consommation d'oxygène lorsqu'elle est placée à 30°C.

Nous pouvons considérer en première approximation que la dépense d'énergie liée à ce travail est constante pendant tout le nycthémère.

b) une activité discontinue, liée au cycle nycthéméral. Les butineuses ne vont récolter que le jour (SCHUA, 1952)(278), ce qui entraîne une augmentation de l'activité des abeilles de la ruche le jour, car il faut décharger le butin et le ranger. Par ailleurs, les activités de "danse" (VON FRISCH et JANDER, 1957) (279), de "secouage" (ALLEN, 1959b) (280) des abeilles dans la ruche ne se manifestent que le jour. L'ensemble de ces activités diurnes des abeilles entraîne nécessairement une augmentation de la production de chaleur dans la ruche.

Etant donné la différence de niveau du métabolisme énergétique des abeilles de la ruche entre le jour et la nuit, il faudrait donc encore moins d'abeilles que le nombre que nous avons estimé dans le tableau XXIV pour maintenir la température à 35°C le jour si le gradient thermique et la conductance globale étaient les mêmes que la nuit.

Pour peu que la température ambiante dépasse la valeur critique, la production de chaleur de la ruche devient excédentaire. La thermorégulation de la ruche le jour ne peut alors plus être réalisée que par les mécanismes de thermolyse.

L'intervention de la thermolyse peut expliquer la constance de la température du couvain en dépit des fortes variations nycthérales de la production de chaleur.

4° Nous n'avons délibérément pas tenu compte dans nos calculs de la production de chaleur du couvain, car il fallait d'abord démontrer que les abeilles sont capables à elles seules de créer la température optimum au développement du couvain. Une fois le couvain développé, il faut tenir compte de sa production de chaleur propre. Or celle-ci, selon l'époque de l'année, peut devenir appréciable. Elle est en rapport avec l'âge et l'effectif du couvain.

Soit n le nombre moyen d'oeufs pondus par une reine en une journée. Au bout d'une durée D (jours) égale à celle du développement complet d'une abeille et si n est constant pendant D , tous les stades de développement sont représentés également. Dans ce cas, la production de chaleur totale du couvain, divisée par l'effectif $n \cdot D$ du couvain, représente la production de chaleur moyenne d'un individu du couvain pendant tout son développement.

L'estimation de la puissance de chauffe du couvain revient donc à estimer n et la consommation d'oxygène moyenne d'un individu pendant son développement.

a) Estimation de l'effectif du couvain.

Aux périodes de pointe, entre le 15 avril et la fin du mois de juin, une reine pond en moyenne 1.200 oeufs par jour (ZANDER, 1944) (281). Comme $D = 21$ jours (ZANDER, 1944 (282); VON FRISCH, 1953 (283)), l'effectif du couvain au bout d'une durée D est en moyenne de 25.200 individus à cette époque de l'année.

b) Estimation de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille au cours du développement.

A partir de nos propres données (STUSSI et HARMELIN, 1966a (284), 1966b (285)) et de celles d'autres auteurs (MELAMPY et WILLIS, 1939 (286); ALLEN, 1959c (287)), nous avons estimé à $65 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille au cours du développement entre l'oeuf et l'imaginaire.

A partir de ces données et de la relation (56), nous pouvons estimer la puissance de chauffe du couvain correspondant à une époque de l'année où il atteint son développement maximum. Cette puissance est égale à 9,5 Watts.

La production de chaleur du couvain peut atteindre près d'un septième de la production de chaleur nécessaire à maintenir la température de la ruche à 35°C dans les conditions que nous avons définies. Elle nous paraît moins négligeable que ne le pensait HIMMER (1927a) (288).

A l'aide de l'équation:

$$(44) \quad W = 3,6 \cdot (\theta_2 - \theta_e)$$

on estime à 2,6°C le gradient thermique que peut maintenir la production de chaleur du couvain. En moyenne, le couvain est donc capable de maintenir sa température de 35°C si la température extérieure de 32,4°C.

5° Il est intéressant de constater que le nombre d'abeilles dans un essaim est de 10.000-15.000 abeilles (DOFLEIN, 1914) (289). D'après nos calculs, ce nombre est suffisant pour maintenir la température de la ruche à 35°C sans le concours du couvain et ainsi fonder un nouveau couvain.

A ce propos, on peut se demander si le départ de l'essaim n'est pas lui-même conditionné par une surproduction de chaleur, liée à l'espace trop exigü d'une colonie d'abeilles trop forte.

6° Les estimations du nombre d'abeilles que nous avons faites supposent que la température de l'air extérieur est de 15°C. Selon les conditions climatiques (température moyenne inférieure à 15°C, vent), le nombre des abeilles peut devenir insuffisant pour maintenir la température à 35°C. De fait, on observe au printemps, dans des conditions climatiques défavorables, la présence de couvain mort dans les ruches.

3.2.2.3. Conclusion.

Nos estimations montrent:

1° que l'on peut prévoir avec une bonne approximation la production de chaleur d'une ruche d'abeilles en été à partir

de la mesure de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée.

2° que la ruche risque facilement d'être surchauffée. En effet, le thermostat-ruche présente la particularité d'avoir une production de chaleur minimum continue qui ne peut pas être arrêtée même si la température de 35°C est atteinte. Il est évident que, dans ces conditions, la température de la ruche ne peut être maintenue que par des mécanismes de thermolyse. Avant d'aborder ce problème, il faut en considérer un autre, lié à la thermogenèse de la ruche; en effet, le métabolisme énergétique élevé des abeilles pose la question du renouvellement de l'air de la ruche (2.5.5.).

3.2.3. Renouvellement de l'air de la ruche.

Le problème du renouvellement de l'air de la ruche a été clairement posé par HUBER (1814) (290). Cet auteur se demande comment il se fait que la colonie d'abeilles qui vit dans un espace aussi réduit et pratiquement fermé ne succombe pas à l'asphyxie.

A l'aide de l'analyse eudiométrique, HUBER (1814) (291) constate que la composition de l'air de la ruche est sensiblement identique à celle de l'air atmosphérique. Il suppose donc que l'air de la ruche est renouvelé. Or "la porte de cette habitation est la seule ouverture par laquelle l'air puisse s'y introduire, cependant elle suffit à leurs besoins; d'ailleurs leur ruche, enduite intérieurement de cire et de propolis par les abeilles mêmes ne fournit aucune des conditions nécessaires à l'établissement d'un courant d'air naturel" (HUBER, 1814) (292).

Cette contradiction apparente conduit HUBER à démontrer par des expériences simples l'existence d'un courant d'air au trou d'envol de la ruche. Il place à cet endroit de petits anémomètres (papiers, coton, plumes) et note que "tantôt ils semblaient se précipiter contre la porte et s'y arrêter un instant, tantôt rétrogradant avec la même rapidité, ils se tenaient en l'air à un ou deux pouces de la perpendiculaire... Cette expérience prouvait donc l'existence des courants établis à la porte des ruches. Il était démontré que l'air corrompu par la respiration des abeilles était à chaque instant remplacé par celui de l'atmosphère, ce qui expliquait l'état de pureté dans lequel nous l'avions trouvé précédemment" (HUBER, 1814) (293).

Pour démontrer que ce sont bien les abeilles qui provoquent ces mouvements d'air, HUBER place dans une caisse vide munie d'une seule ouverture une bougie et un ventilateur. La bougie continue à brûler lorsque le ventilateur est actionné, alors qu'elle s'éteint rapidement lorsqu'il ne fonctionne pas, l'oxygène de l'air étant épuisé.

HUBER (1814) (294) conclut: "ces expériences, en montrant que l'air peut se renouveler dans un lieu qui n'a d'ouverture que d'un seul côté, lorsqu'une cause mécanique tend à le déplacer, nous paraissent confirmer nos conjectures sur l'effet que la ventilation des abeilles peut exercer dans leur ruche".

Depuis les expériences de HUBER, d'autres auteurs ont étudié le problème de la ventilation de la ruche (BRUMANN, 1928) (295). C'est ainsi que HAZELHOFF (1954) (296) montre que l'atmosphère de la ruche contient entre 0,7 et 1 pour 100 de CO_2 lorsqu'il y a peu de ventileuses au travail. LE BIGOT (1953) (297) trouve des résultats semblables, mais note des

concentrations de CO_2 quelquefois plus élevées (moyenne de 11 mesures effectuées le même jour sur des prises de 200 ml: 1,06 pour 100 $\pm$ 0,35 (')). La même prise d'air sert à déterminer la teneur en O_2 : elle est en moyenne de 16,6 pour 100 $\pm$ 0,36 (') (N = 11). Cet auteur insiste sur le fait que l'atmosphère de la ruche n'est pas homogène et parle de flaques d'air vicié.

WOHLGEMUTH (1957) (298) montre que l'air circule dans la ruche selon des couloirs préférentiels, ce qui peut expliquer les variations de la concentration en O_2 et CO_2 observées par LE BIGOT. D'ailleurs, WOHLGEMUTH observe que si on enlève un rayon de la ruche, les abeilles construisent un rayon sauvage qui est accroché au toit de la ruche. Ce faisant, elles anéantissent trois ouvertures correspondant à trois couloirs d'air. Cette observation intéressante montre que les abeilles tiennent compte des problèmes de la circulation d'air dans la construction du rayon.

Même en hiver, la teneur en CO_2 dans la grappe ne dépasse pas 1 à 2 pour 100 (TARANOV et MICHAILOW, 1960)(299). D'après SIMPSON (1961)(300), cependant, la concentration en CO_2 dans la grappe hivernale pourrait atteindre 6 pour 100.

Le faible écart entre les teneurs en CO_2 et en O_2 de l'air de la ruche par rapport à celles de l'air atmosphérique est surprenant quand on considère l'intensité élevée des échanges respiratoires des abeilles. Les calculs suivants illustrent l'importance du renouvellement d'air pour la ruche.

Supposons que la ruche qui nous a servi à déterminer les puissances de chauffe héberge une colonie de 40.000 abeilles.

(') Demi-intervalle de confiance calculé à $p = 0,05$.

Le volume V de la ruche vide est de 58 litres (cf.3.2.2.1)
Le volume d'air V_a dans la ruche habitée est égal à:

$$(48) \quad V_a = V - V_s$$

où V_s représente le volume occupé par les cadres en bois, les rayons et leur contenu (couvain, pollen, miel) et les abeilles

Un cadre et son rayon ont un volume de 1.805 ml (24 x 32 x 2,35 cm) si toutes les alvéoles sont remplies jusqu'au bord. Si on admet qu'une alvéole sur 4 est vide, ce volume se ramène à 1.353 ml. Comme la longueur de la ruche d'expérience est de 67 cm et que deux cadres sont espacés d'environ 1 cm, la ruche peut contenir 20 cadres. Le volume qu'ils occupent est donc de $1.353 \times 20 = 27.060$ ml, soit 27 litres.

L'estimation du volume occupé par les abeilles a nécessité la mesure du volume d'une abeille. Nous l'avons estimé indirectement en déterminant le volume d'eau occupé par 18 abeilles. Pour bien mouiller la cuticule de ces abeilles et ainsi éviter que de l'air reste emprisonné à son contact, nous avons utilisé de l'eau additionnée de quelques gouttes de Teepol. Le résultat des pesées est le suivant:

Ballon jaugé vide	$P_1 = 22,23660$ g
" " + 18 abeilles	$P_2 = 23,75445$ g
" " + eau seule	$P_3 = 42,18815$ g
" " + eau + 18 abeilles	$P_4 = 41,83812$ g

Poids des 18 abeilles: $P_5 = P_2 - P_1 = 1,51785$ g

Poids de l'eau seule: $P_6 = P_3 - P_1 = 19,95155$ g

Poids de l'eau remplaçant le volume d'abeilles:

$$P_7 = P_3 + P_5 - P_4 = 1,86788 \text{ g}$$

Une abeille qui pèse $\frac{P_5}{10} = 0,084 \text{ g} = 84 \text{ ng}$, occupe donc un volume de $\frac{P_7}{10} = 0,104 \text{ ml}$. ALLEN (1959a) (301) trouve une valeur semblable. Le volume occupé par 40.000 abeilles de même poids est de 4,16 litres.

Les abeilles qui nous ont servi pour notre estimation ont un poids moyen un peu inférieur à celui que l'on admet en général, c'est-à-dire 100 ng. Le volume occupé par 40.000 abeilles de ce poids peut être estimé à :

$$\frac{0,104 \cdot 100 \cdot 40.000}{84} = 4,9 \text{ litres}$$

soit environ 5 litres.

Le volume V_s est donc de l'ordre de 32 litres et le volume V_a d'air de la ruche habitée de l'ordre de 26 litres, soit environ 45 pour 100 du volume de la ruche vide. Notre estimation est donc largement supérieure à celle de BÜDEL (1949a) (302) qui indique que l'air dans une ruche habitée ne dépasse guère 20 pour 100 du volume de la ruche vide.

Dans un volume d'air de 26 litres, les abeilles trouvent 5,46 litres d'oxygène, soit 5,5 litres. La nuit, quand toutes les abeilles sont dans la ruche, une abeille consomme entre 237 et 316 μl d'oxygène par heure. Le volume d'oxygène consommé par les 40.000 abeilles est donc compris entre 9,5 et 12,6 litres par heure. Il faut encore ajouter la consommation d'oxygène d'environ 25.000 individus en développement (période de pointe pour le développement du couvain, cf. 3.2.2.2.), soit $25.000 \cdot 65 \cdot 10^{-6} = 1,6$ litres d'oxygène par heure. Le volume total d'oxygène consommé en une heure dans la ruche est donc compris entre 11,1 et 14,2 litres.

Dans ces conditions, la réserve d'oxygène de 5,5 litres est épuisée entre 23 et 30 minutes s'il n'y a pas de renouvellement d'air. Ces estimations sont en accord avec les observations de HUBER (1814) (303) qui pour se convaincre que les abeilles "n'avaient pas dans leur ruche une source quelconque d'air vital capable de fournir à leurs besoins", décida de fermer le trou d'envol d'une ruche pour voir ce qui allait advenir des abeilles. La ruche qu'il utilise avait des parois transparentes qui permettaient d'observer ce qui se passait à l'intérieur. Voici ce qu'il écrit:

"Nous choisîmes pour l'exécution de notre projet un jour de pluie, afin que toutes les abeilles fussent réunies dans leur habitation. L'expérience commença à trois heures, nous fermâmes la porte avec exactitude et nous observâmes, non sans une sorte d'angoisse, les effets de cette clôture rigoureuse.

Ce ne fut qu'au bout d'un quart d'heure que les abeilles commencèrent à manifester quelques malaises; jusque là, elles avaient paru ignorer leur emprisonnement; mais alors tous leurs travaux furent suspendus, et la ruche changea entièrement d'aspect. On entendit bientôt un bruit extraordinaire dans son intérieur; toutes les abeilles, celles qui couvraient la face des gâteaux, comme celles qui étaient réunies en grappes, quittant leurs occupations, frappèrent l'air de leurs ailes avec une agitation extraordinaire. Cette effervescence dura environ dix minutes. Le mouvement des ailes devint par degrés moins continu et moins rapide. A trois heures trente sept minutes, les ouvrières avaient entièrement perdu leurs forces: elles ne pouvaient plus se cramponner avec leurs jambes et leur chute suivit de près cet état de langueur".

Cette expérience et les considérations qui précèdent montrent que le renouvellement d'air de la ruche est indispensable pour assurer le renouvellement en oxygène et l'évacuation du gaz carbonique produit.

Connaissant la consommation d'oxygène totale $\dot{V}_{O_2}$ des abeilles dans une ruche et la teneur en oxygène de l'air de la ruche, nous pouvons calculer le débit d'air D traversant la ruche par la relation:

$$(49) \quad \dot{V}_{O_2} = \Delta C \cdot D$$

où ΔC est la différence de concentration en oxygène entre l'air atmosphérique et l'air de la ruche. D'après LE BIGOT (1953) (304), la teneur en oxygène est en moyenne de $16,6 \pm 0,36$ pour 100 ($n = 11$). Pour une consommation d'oxygène nocturne de l'abeille à $35^\circ C$ comprise entre 237 et $315 \mu l \cdot h^{-1}$ (cf. 3.2.2.2.), le débit d'air nécessaire à maintenir la concentration d'oxygène de l'air de la ruche à ce niveau est compris entre 220 et $290 l \cdot h^{-1}$. Ces estimations sont inférieures aux valeurs expérimentales obtenues par HAZELHOFF (1954) (305), valeurs habituellement comprises entre 360 et $720 l \cdot h^{-1}$, lorsqu'il y a peu de vent et que peu d'abeilles ventilent. Notons cependant qu'HAZELHOFF a aussi mesuré des débits de $144 l \cdot h^{-1}$, valeur inférieure à celle que nous estimons.

Inversement, à partir de notre estimation de la consommation d'oxygène de la ruche la nuit à $35^\circ C$ et des valeurs de débits de HAZELHOFF (1954) (306) ($360-720 l \cdot h^{-1}$), nous calculons une teneur en oxygène comprise entre 17,5 et 19,7 pour 100. Ces valeurs estimées sont légèrement supérieures aux valeurs expérimentales de LE BIGOT (1953) (307).

Comme le quotient respiratoire chez l'abeille est voisin de 1 (métabolisme des glucides) (ZANDER, 1944) (308), le volume de CO_2 rejeté est pratiquement égal au volume d'oxygène consommé.

Nous pouvons donc aussi estimer la teneur en gaz carbonique de la ruche: en utilisant les mêmes débits (360-720 $\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$) que précédemment, on calcule une teneur en CO_2 comprise entre 1,3 pour 100 et 2,6 pour 100. LE BIGOT (1953) (309) a mesuré des teneurs en CO_2 comprises entre 0,5 et 3 pour 100. Mais la moyenne de 11 déterminations est de 1,05 pour 100 $\pm 0,35$. HAZELHOFF (1954) (310) mesure des teneurs encore plus faibles, comprises entre 0,6 et 1 pour 100 lorsque le débit d'air dans la ruche est de l'ordre de 600 $\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$.

Dans ce cas, les valeurs estimées sont donc légèrement supérieures aux valeurs expérimentales.

Nous pouvons cependant faire deux remarques:

1° D'après les chiffres de LE BIGOT (1953) (311) pour un débit d'air D donné, dans la ruche, la consommation d'oxygène et le rejet de gaz carbonique sont respectivement égaux à:

$$(49) \quad \dot{V}_{\text{O}_2} = C_{(\text{O}_2)} \cdot D = 4,4 \cdot D$$

$$(50) \quad \dot{V}_{\text{CO}_2} = C_{(\text{CO}_2)} \cdot D = 1,03 \cdot D$$

ce qui correspond à un quotient respiratoire de 0,23 !

2° La production de CO_2 de la ruche estimée par HAZELHOFF (1954) (312) à partir de ses propres données de concentration en CO_2 et de débit est de 4 $\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$. Pour un quotient respiratoire de 1, cette valeur correspond à une consommation d'oxy-

gène de $4 \text{ l} \cdot \text{h}^{-1}$. Comme les mesures de HAZELHOFF ont été faites le jour, nous pouvons estimer l'effectif de sa ruche expérimentale à l'aide de nos mesures de consommation d'oxygène diurne de l'abeille isolée, placée à 35°C . On calcule un effectif compris entre 3.200 et 4.100. Même si l'on tient compte qu'un tiers des abeilles peut être en dehors de la ruche (ZANDER, 1944) (313), les effectifs calculés restent inférieurs à 10.000, c'est-à-dire à la taille minimum généralement admise pour une colonie d'abeilles.

Les valeurs mesurées de la teneur en CO_2 de l'air de la ruche nous paraissent trop faibles. L'existence de couloirs préférentiels dans la ruche peut expliquer les valeurs faibles de la teneur en CO_2 , mais pas la valeur du quotient respiratoire aberrante que l'on calcule à partir des données de LE BIGOT (1953) (314).

La prochaine étape de l'analyse quantitative de la ruche consiste à examiner les mécanismes de lutte contre l'échauffement de la ruche et contre son refroidissement. Dans ce dernier cas, nous distinguerons le comportement de la ruche en été et en hiver.

3.2.4. Mécanismes de lutte contre l'échauffement de la ruche.

La ruche peut perdre de la chaleur soit par déperdition passive, soit par évacuation active.

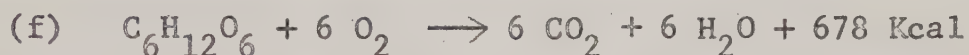
3.2.4.1. Déperdition passive de chaleur.

1° La vitesse de déperdition de chaleur dépend des caractéristiques physiques de la ruche, de son emplacement et des facteurs climatiques (température, vitesse du vent, orienta-

tion du vent, rayonnement, degré hygrométrique). La déperdition de chaleur se fait par conduction, convection et rayonnement.

Les apiculteurs connaissent l'importance de cette forme de déperdition de chaleur. Ils la favorisent en été (suppression des enveloppes calorifugeantes, choix de l'emplacement) et la diminuent en hiver.

2° La vitesse de déperdition de chaleur dépend aussi du rejet par les abeilles de la vapeur d'eau qui est liée au métabolisme. Comme en première approximation les glucides sont la source principale de l'énergie de l'abeille, on peut écrire:



La réaction chimique (f) montre que pour un litre d'oxygène consommé, il y a production de 0,78 g d'eau. Comme l'atmosphère de la ruche n'est pas saturée (BÜDEL, 1949a) (315), cette eau peut s'évaporer. L'évaporation d'un gramme d'eau nécessite 0,58 Kcal. La quantité de chaleur maximum qui peut être perdue si toute l'eau métabolique est évaporée, représente 8,7 pour 100 de la quantité totale de chaleur produite par les oxydations cellulaires. Notons que ce taux relatif est indépendant de la quantité de chaleur produite. La chaleur perdue sous cette forme peut donc ne pas être négligeable.

3.2.4.2. Evacuation active de chaleur.

Les abeilles font appel à plusieurs mécanismes pour évacuer la chaleur excédentaire (LINDAUER, 1951 (316), 1954 (317)). Selon le degré de surcharge thermique, les mécanismes suivants sont mis en oeuvre:

1° Les abeilles se dispersent dans la ruche et répartissent ainsi la production de chaleur dans un plus grand volume. Des abeilles de plus en plus nombreuses quittent la ruche, se rassemblent au trou d'envol et forment une "barbe". Le fait qu'il y ait moins d'abeilles dans la ruche facilite la circulation d'air dans la ruche (WOHLGEMUTH, 1957) (318).

2° Les abeilles augmentent la ventilation (HAZELHOFF, 1954 (319); LENSKY, 1964a (320), 1964b (321)).

La relation

$$(51) \quad q = c \cdot D (\theta_i - \theta_e)$$

où c est la chaleur spécifique de l'air, D le débit d'air quittant la ruche, montre que la quantité de chaleur perdue dépend directement du débit et du gradient thermique entre la ruche et l'extérieur. Cependant, l'efficacité de ce procédé est limitée. En effet, il y a surchauffe de la ruche quand la température extérieure augmente. Dans ce cas, le gradient thermique diminue, ce qui limite la quantité de chaleur évacuable.

La chaleur spécifique c de l'air de la ruche à une température de 35°C est approximativement égale à $0,250$ cal par gramme et par degré. Si le débit d'air quittant la ruche est de $500 \text{ l}\cdot\text{h}^{-1}$, ce qui est un débit normal pour une ruche où il y a peu de ventileuses en action (HAZELHOFF, 1954) (322), et si la température extérieure est de 15°C , la quantité de chaleur perdue est de $3,22 \text{ Kcal}\cdot\text{h}^{-1}$, ce qui correspond à $3,7$ Watts. Si la température extérieure monte à 30°C , la même quantité de chaleur peut être évacuée en augmentant le débit à $2.000 \text{ l}\cdot\text{h}^{-1}$. Or HAZELHOFF (1954) (323) mesure des débits de cet ordre de grandeur quand la ruche est surchauffée.

La quantité de chaleur évacuée par convection active n'est donc pas négligeable.

3° Les abeilles recherchent de l'eau à l'extérieur pour l'étaler sur les rayons à couvain afin qu'elle s'évapore (LINDAUER, 1951 (324), 1954 (325); KIECHLE, 1961 (326)).

a) l'évaporation d'eau n'est possible que si l'air de la ruche n'est pas saturé en vapeur d'eau. Or comme le fait remarquer BÜDEL (1949a) (327), même si l'air extérieur est saturé en vapeur d'eau, le degré hygrométrique relatif à l'intérieur de la ruche reste inférieur à 100 pour 100 du fait de la température plus élevée dans la ruche.

Au niveau du couvain règne, le jour aussi bien que la nuit, un degré hygrométrique de 40 pour 100 en moyenne (BÜDEL, 1949a (328); WOHLGEMUTH, 1957 (329)). Comme l'air à cet endroit est à 35°C, il contient par litre 0,01568 g de vapeur d'eau (un litre d'air saturé à 35°C en contient 0,03919 g; KOPFEL, 1934 (330)).

Nous avons vu que le métabolisme énergétique des abeilles s'accompagne de production d'eau et on peut se demander si la quantité d'eau évaporée peut saturer l'air de la ruche. Les calculs effectués au paragraphe précédent montrent qu'une colonie de 40.000 abeilles consomme en moyenne pendant la nuit entre 11,1 et 14,2 litres d'oxygène par heure.

A cette consommation d'oxygène correspond une production d'eau métabolique comprise entre 8,6 et 11,0 g d'eau.

Si on admet que le débit d'air traversant la ruche est de l'ordre de $600 \text{ l} \cdot \text{h}^{-1}$ (HAZELHOFF, 1954) (331) et que l'air sortant de la ruche a un degré hygrométrique de 80 pour 100 (WOHLGEMUTH, 1957) (332), la quantité de vapeur d'eau qui est entraînée par heure est de:

$$600 \cdot 0,0157 = 9,42 \text{ g}$$

Un débit de $600 \text{ l} \cdot \text{h}^{-1}$ de l'air de la ruche (ventilation habituelle) suffit donc pour évacuer la vapeur d'eau d'origine métabolique et éviter la saturation de l'air de la ruche.

b) comme nous l'avons montré plus haut, la ruche est facilement dans un état où il y a surproduction de chaleur qu'il faut évacuer en évaporant de l'eau.

Ceci se produit facilement si la température extérieure ne descend pas en dessous de $15-20^{\circ}\text{C}$ et si les abeilles sont obligées de rester dans la colonie, soit le jour du fait du mauvais temps, soit la nuit du fait de l'obscurité.

De fait, deux observations corroborent cette hypothèse:

- KIECHLE (1961) (333) rapporte que les abeilles cherchent de l'eau par mauvais temps, alors que la température extérieure est environ de 15 à 19°C .
- CHAUVIN (1963b) (334) montre que, par les nuits chaudes, un certain nombre d'abeilles quittent la ruche. On peut se demander si elles ne vont pas chercher de l'eau.

c) lorsque le temps permet aux abeilles de sortir, KIECHLE (1961) (335) observe que pour des températures comprises entre 20 et 25°C , la quantité d'eau contenue dans le nectar apporté par les abeilles suffit à couvrir les besoins en eau de la colonie, mais que pour des températures supérieures à 25°C , elles recherchent de l'eau supplémentaire. Dans les deux cas, cet apport d'eau est indispensable pour évacuer la chaleur excédentaire produite par la ruche d'abeilles et pour maintenir l'humidité dans la ruche, d'autant plus qu'il y a moins

d'abeilles, environ un tiers d'après ZANDER (1944) (336) dans la ruche le jour, ce qui diminue l'apport de vapeur d'eau d'origine métabolique.

d) il est intéressant de noter que le degré hygrométrique le plus faible se situe au niveau du couvain (BÜDEL, 1949a (337); WOHLGEMUTH, 1957 (338)). La lutte contre l'échauffement est donc la plus facile à l'endroit où les conséquences d'un échauffement sont les plus graves pour la survie de la colonie.

3.2.5. Mécanismes de lutte contre le refroidissement de la ruche

3.2.5.1. Cas de la ruche en été.

La relation (43) montre qu'à une puissance de chauffe donnée, un abaissement de la température extérieure provoque un abaissement de la température de la ruche. L'abeille isolée réagit le jour à cet abaissement en augmentant son métabolisme énergétique.

La pente de thermogenèse de l'abeille isolée, exprimée par rapport au métabolisme énergétique à 35°C, est de 26 pour 100 par degré (cf. 2.3.3.1.), si l'on considère les résultats obtenus au cours de la première phase diurne. Par ailleurs, du seul fait de l'abaissement de la température extérieure, l'augmentation de la déperdition de chaleur de la ruche d'expérience que nous avons utilisée (cf. 3.2.2.1.), exprimée en Watts par degré et par rapport à la puissance de chauffe nécessaire à maintenir la ruche à 35°C est de 5 pour 100. Ce dernier chiffre est certainement surestimé car notre ruche

d'expérience n'est pas calorifugée (absence de propolis qui bouche les fentes, absence de rayons de cire et de miel, absence de revêtement extérieur).

Comme la pente de thermogénèse de l'abeille est largement supérieure à la conductance thermique globale, exprimée par rapport à la puissance de chauffe de 35°C, le métabolisme énergétique des abeilles est largement suffisant pour lutter contre les abaissements de températures qui surviennent habituellement en été.

Cette réaction de thermogénèse de l'abeille à un abaissement de la température extérieure explique les observations de HAZELHOFF (1954) (339) et de WOHLGEMUTH (1957) (340) qui montrent qu'en refroidissant la ruche, la température du couvain reste constante. Il semble cependant, d'après WOHLGEMUTH, que la température consigne inférieure du "thermostat-ruche" soit moins critique (il situe cette température aux environs de 33°C) que la température consigne supérieure. Par ailleurs, BÜDEL (1955) (341) montre que la température est la mieux réglée quand les cellules contiennent des oeufs, tandis qu'elle devient plus variable lorsque les larves grandissent, pouvant même varier de 4°C quand les cellules sont operculées (stade prénympheal et nympheal).

3.2.5.2. Cas de la ruche en hiver.

3.2.5.2.1. Position du problème.

La ruche entre dans un état physiologique très particulier en hiver, qui se distingue de celui de l'été par les particularités suivantes:

1° les abeilles forment une grappe qui est bien localisée dans la ruche (REAUMUR, 1740) (342).

2° la température reste élevée au centre de la grappe seulement, tandis qu'elle est plus faible à la périphérie (HESS, 1926 (343); HIMMER, 1926 (344)).

3° la température la plus élevée de la grappe présente un rythme nycthéméral dont l'amplitude absolue peut atteindre 6 à 7°C (HESS, 1926) (345).

4° il n'y a, pratiquement, pas d'élevage de larves; pendant un certain temps, cet élevage cesse même complètement (novembre-décembre).

L'état de la grappe hivernale est très labile et peut être perturbé par le moindre dérangement, par exemple par un petit choc mécanique (PHILLIPS et DENUTH, 1914)(346), dont l'effet peut durer 24 heures.

L'étude expérimentale de la physiologie de la grappe hivernale pose donc de difficiles problèmes techniques et méthodologiques. En effet, il faut effectuer les mesures à l'intérieur de la grappe sans la perturber, ou prélever des abeilles dans les mêmes conditions. Même si on réussit à prélever une abeille sans déranger celles de la grappe, il reste néanmoins que l'abeille prélevée risque d'être fortement perturbée. De ce fait, elle se trouvera dans un état physiologique qui n'a plus rien de commun avec celui dans lequel elle se trouvait en tant que membre de la grappe. La situation est un peu analogue à celle d'un hibernant qui a été - même partiellement - réveillé par les manipulations qui accompagnent la mise en

expérience. Ces considérations montrent que l'on ne saurait être assez prudent dans l'interprétation des résultats obtenus sur une ou un petit groupe d'abeilles prélevés dans une grappe d'hiver.

Du point de vue énergétique, les problèmes suivants se posent:

1° Quels sont les besoins énergétiques d'une grappe d'abeilles en hiver?

2° La température n'étant plus maintenue à 35°C à l'intérieur de la ruche comme en été, peut-on encore parler de régulation de la température à l'intérieur de la grappe? Dans l'affirmative, quelle est la valeur consigne du 'thermostat-grappe'?

3° La plus grande longévité des abeilles d'hiver par rapport aux abeilles d'été peut-elle être mise en rapport avec des particularités du métabolisme énergétique en hiver?

3.2.5.2.2. Besoins énergétiques de la grappe en hiver.

Etant donné les difficultés que nous venons d'énumérer, le moyen le plus sûr pour déterminer la dépense énergétique de la grappe d'hiver est encore de mesurer la perte de poids de la ruche au cours de l'hiver. La diminution de poids traduit avec une bonne approximation la consommation de miel.

Nous avons relevé dans le journal "Fruits et Abeilles" (') les valeurs de consommation de miel de ruches en hiver dans

(') Journal mensuel de l'Union des Fédérations arboricoles et apicoles des départements du Bas-Rhin, du Haut-Rhin et de la Moselle, édité à Colmar; rédacteur pour l'apiculture: Curé LIBIS, Herrlisheim.

trois centres d'observations. Pour chaque localité, nous avons fait la moyenne, mois par mois, des valeurs obtenues au cours de quatre années successives entre l'hiver 1962-63 et l'hiver 1966-67. Ces moyennes, ainsi que celles données par ZANDER (1944) (347) sont dans le tableau XXV.

D'une localité à l'autre, les pertes de poids mensuelles des ruches sont assez homogènes. Les moyennes que nous avons calculées sont du même ordre de grandeur que celles publiées par ZANDER (1944) (348) et qui correspondent à des mesures effectuées entre 1913 et 1920.

Le tableau XXV montre que la consommation de miel passe par un minimum en novembre-décembre; elle augmente un peu en janvier et février, puis beaucoup plus en mars. Cette augmentation est en rapport avec le développement du couvain qui progresse très vite à partir de mars.

La reproductibilité des résultats dans un intervalle de temps aussi long montre qu'il est légitime d'estimer la dépense énergétique d'une colonie en hiver à partir des réserves de miel consommées.

Nous avons calculé la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille pendant la période où la dépense énergétique de la colonie est la plus faible. En effet, connaissant le nombre d'abeilles, on peut déterminer la consommation de miel par abeille et estimer indirectement la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe hivernale. Selon ZANDER (1944)(349), l'effectif d'une colonie en hiver se situe entre 15 et 20.000 abeilles. D'après WOOSTER (1954) (350), 1 g de miel fournit 2,94 Kcal. Si M est la consommation de miel de la grappe par mois, exprimée en grammes, la dépense d'énergie de la grappe,

exprimée en $\text{Kcal} \cdot \text{h}^{-1}$ est égale à :

$$\frac{M}{30 \cdot 24} \cdot 2,94 \text{ Kcal} \cdot \text{h}^{-1}$$

Comme 1 Kcal correspond à 200 ml d'oxygène et qu'il y a N abeilles dans la grappe, la consommation d'oxygène par abeille, exprimée en μl par heure, est égale à

$$\frac{M}{30 \cdot 24} \cdot 2,94 \cdot 200 \cdot \frac{1}{N} \cdot 10^3$$

soit

$$(52) \quad \dot{V}_{O_2} = 816 \cdot \frac{M}{N} \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$$

Les valeurs obtenues sont consignées sur le tableau XXVI. Elles sont comprises entre 27 et $54 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$. On trouve des valeurs semblables en transformant les données originales de CORKINS (1931) (351) (cf. tableau XXVI).

REIDENBACH (1919) (352) a mesuré la production de gaz carbonique d'une grappe d'environ 15.000 individus et a trouvé $829 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1}$. Comme le quotient respiratoire est voisin de 1, ce volume correspond à une consommation d'oxygène de $829 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1}$. Exprimée par abeille, la consommation d'oxygène est de $55 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ (cf. tableau XXVI).

MILNER et DEMUTH (1921) (353) ont mesuré pendant 10 jours consécutifs la consommation d'oxygène et la production de gaz carbonique d'une colonie de 9.635 abeilles. Les valeurs qu'ils trouvent sont du même ordre de grandeur que celles de REIDENBACH (1919) (354).

FREE et SIMPSON (1963) (355) ont également mesuré la production de gaz carbonique de la grappe hivernale. Malheureusement

ment, leurs données ne sont guère utilisables dans une étude quantitative, car elles sont exprimées sous forme de logarithmes (cf. 2.3.4.3.1.).

Pour que nous puissions comparer les valeurs de la consommation d'oxygène de l'abeille en hiver, estimée à partir de mesures effectuées sur la grappe entière et des valeurs de la consommation d'oxygène que nous avons mesurées en plaçant les abeilles isolées d'hiver à différentes températures, il est nécessaire de connaître la température à laquelle sont soumises les abeilles dans la grappe hivernale.

3.2.5.2.3. Température de la grappe en hiver.

Au XVIII^e siècle déjà, REAUMUR (1740) (356) indique que la température de la grappe en hiver peut être élevée (plus de 19°C). De nombreux auteurs, surtout depuis le début de ce siècle, ont confirmé cette observation (GATES, 1914 (357); PHILLIPS et DEMUTH, 1914 (358), MILNER et DEMUTH, 1921 (359); CORKINS, 1930 (360); VANSELL, 1930 (361); LAVIE, 1954 (362)).

L'étude détaillée de la topographie thermique de la ruche en hiver montre que la température dans la grappe est nettement plus élevée au centre de la grappe qu'à la périphérie, la différence pouvant atteindre 15 à 20°C (HESS, 1926 (363); HIMMER, 1926 (364); BÜDEL, 1949b (365)).

Pour localiser les différences de température dans l'espace, nous avons reconstitué à l'aide des valeurs rapportées par HESS (1926) (366), la topographie thermique de sa ruche expérimentale.

La figure 76 montre une coupe de la ruche, la section étant située 9 cm en arrière du trou d'envol. La ruche comporte

7 rayons de cire; les rayons 2, 4 et 6 sont munis chacun de 9 thermocouples qui sont schématisés par des cercles à l'intérieur desquels sont inscrites les températures enregistrées à 8 heures le matin, par une température de $+1^{\circ}\text{C}$. à l'extérieur.

En avant et en bas du deuxième rayon, la température est de 31°C . Elle décroît vers le haut, ce qui indique que les abeilles s'opposent au courant ascendant de l'air chaud. En allant vers la droite (sur la figure), la température diminue et le gradient thermique s'inverse: l'air froid est en bas et l'air chaud en haut.

Au cours de l'ensemble des mesures effectuées par HESS (1926) (367), la température du centre de la grappe n'est jamais descendue en dessous de 10°C . La plupart du temps, elle était supérieure à 20°C . D'après PHILLIPS et DENTON (1914) (368), HIMMER (1926) (369), RIBBANDS (1953) (370), la température du centre de la grappe d'une colonie sans couvain est comprise entre 15 et 20°C , mais elle est le plus fréquemment autour de 20°C .

HESS (1926) (371) a localisé l'essaim dans un périmètre où la température ne descend pas en dessous de 8°C . D'après les travaux de HIMMER (1926) (372), FARRAR (1943) (373) et de SIMPSON (1950) (374), la température périphérique de la grappe est de l'ordre de 9 à 10°C . La température la plus basse de la grappe reste donc légèrement supérieure à 8°C , température à laquelle l'abeille en hiver, paralysée par le froid, meurt si elle n'est pas réveillée (FREE et SPENCER-BOOTH, 1960) (375).

Les abeilles d'une même grappe ne sont donc pas toutes soumises à la même température; par conséquent, leur métabolisme énergétique peut être très différent selon la température à laquelle elles se trouvent.

Pour pouvoir comparer nos mesures à celles effectuées sur la grappe entière, il faudrait connaître la température moyenne de la grappe. On pourrait théoriquement la déterminer, mais cette température n'est utilisable que si la densité des abeilles est la même dans la grappe. Or, on sait que la grappe présente des couches concentriques où la densité d'abeilles diminue de la périphérie vers le centre (PHILLIPS et DEMUTH, 1914 (376); FARRAR, 1943 (377)).

Etant donné la forme de la grappe, une grande partie des abeilles se trouve à une température voisine de celle de la périphérie; cela est d'autant plus vrai que la densité d'abeilles à la périphérie est plus élevée qu'au centre. Le calcul suivant permet de se faire une idée de l'importance de ce phénomène. En effet, calculons le nombre d'abeilles qui peuvent se trouver depuis la périphérie de la grappe jusqu'à une profondeur de 20 mm en dessous, en supposant que la grappe ait la forme d'un corps sphéroïde oblong (volume engendré par la rotation d'une ellipse autour de son plus petit axe). Le volume de ce corps est donné par la relation :

$$(53) \quad V = \frac{4}{3} \cdot \pi \cdot a^2 \cdot b$$

où a est le demi grand axe et b le demi petit axe (WEAST et coll., 1964) (378).

Admettons que dans le cas de la grappe $b = \frac{a}{2}$. L'espace occupé par la grappe est donc égal à :

$$(54) \quad V = \frac{2}{3} \cdot \pi \cdot a^3$$

La différence de volume entre deux corps sphéroïdes oblongs de grand axe a_1 et a_2 et de petit axe $\frac{a_1}{2}$ et $\frac{a_2}{2}$,

où $a_1 > a_2$, est égal à :

$$(55) \quad \Delta V = \frac{2}{3} \cdot \pi \cdot (a_1^3 - a_2^3)$$

WEDMORE et DELLOW (1953) (379) estiment le diamètre moyen de la grappe d'abeilles en hiver à environ 25 cm pour une température extérieure de + 5°C. Dans ces conditions, $a_1 = 12,5$ cm, $a_2 = 10,5$ cm et ΔV est égal à 1.665 ml. Comme les abeilles à la périphérie de la grappe sont très resserrées les unes contre les autres, on peut admettre une densité de 4 à 5 abeilles par ml. Il y a donc entre 6.660 et 8.326 abeilles dans cette couche, ce qui représente environ un tiers de l'effectif de la colonie en hiver.

Un autre fait complique la comparaison entre nos mesures et celles effectuées sur la grappe entière. En effet, les abeilles ne restent pas toujours à la même place dans la grappe, mais s'y déplacent périodiquement (ESCH, 1960) (330).

En effet, cet auteur arrive à mesurer simultanément les températures thoracique et abdominale de l'abeille, et la température ambiante à 1,5 cm de cette abeille. Les mesures sont faites à l'aide de trois couples thermoélectriques dont les fils sont fixés sur le thorax de l'abeille, qui garde cependant sa liberté de mouvement dans la grappe hivernale.

A l'aide de cette technique, ESCH (1960) (381) montre que les températures thoracique, abdominale et de l'air ambiant augmentent parallèlement lorsque l'abeille quitte la périphérie de la grappe où on pouvait l'observer; ces températures atteignent un maximum (environ 35°C pour la température thoracique), puis diminuent de nouveau jusqu'à ce que l'abeille réapparaisse à la périphérie. Ces expériences montrent

que l'abeille se déplace de la périphérie jusqu'au centre et vice-versa.

Ces enregistrements de température ont permis à ESCH (1960) (382) de mesurer la durée pendant laquelle la température thoracique est comprise dans un même intervalle de température. La distribution des températures thoraciques de l'abeille est pratiquement symétrique autour de 28-29°C. Ce résultat montre que la température thoracique est presque aussi souvent supérieure à 29°C (de 29 à 37°C) qu'inférieure à 28°C (de 20 à 28°C).

Ce fait est difficile à comprendre quand on considère que le volume du compartiment chaud est plus petit que le volume du compartiment froid et qu'en plus, la densité des abeilles est plus grande à la périphérie.

On peut se demander si ces résultats ne sont pas trop influencés par les conditions expérimentales (configuration des ruches expérimentales) et si le comportement de l'abeille munie de couples thermoélectriques est représentatif de celui des autres abeilles de la grappe. Remarquons en plus que la température périphérique de la grappe, enregistrée par ESCH (1960) (383) est particulièrement élevée (16-17°C) par rapport à celle rapportée par les autres auteurs (HESS, 1926 (384); HIMMER, 1926 (385); FARRAR, 1943 (386); SIMPSON, 1950 (387)).

Nous sommes ainsi amené à distinguer deux aspects dans la grappe:

1° la topographie thermique de la grappe à un instant donné: sa modification en fonction du temps est en général lente (HESS, 1926) (388).

2° l'évolution de chaque abeille dans cette topographie thermique en fonction du temps; d'après ESCH (1960) (369), la durée qui s'écoule entre le moment où l'abeille quitte la périphérie et le moment où elle y revient après avoir passé par le centre, est relativement courte: elle peut atteindre au maximum 20 heures.

Il serait donc théoriquement possible d'estimer indirectement la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe de deux manières différentes:

a) en considérant la topographie thermique de la grappe et le nombre n_i ($i =$ de 1 à k) d'abeilles qui se trouvent dans chaque zone thermique i : dans ce cas, la consommation d'oxygène moyenne, exprimée par abeille à un instant donné, est égale à :

$$(56) \quad (\dot{V}_{O_2}) = \frac{n_1 \cdot \dot{V}_{O_2(1)} + n_2 \cdot \dot{V}_{O_2(2)} + \dots + n_k \cdot \dot{V}_{O_2(k)}}{N}$$

où $\dot{V}_{O_2(i)}$ est la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille soumise à la température de la zone thermique i , et N l'effectif de la colonie.

b) en considérant la durée moyenne relative t_i pendant laquelle une abeille est restée dans la zone thermique i : la consommation d'oxygène moyenne de cette abeille de la grappe est égale à :

$$(57) \quad (\dot{V}_{O_2})' = \frac{\dot{V}_{O_2(1)} \cdot t_1 + \dot{V}_{O_2(2)} \cdot t_2 + \dots + \dot{V}_{O_2(k)} \cdot t_k}{(t_1 + t_2 + \dots + t_k)}$$

Pour réaliser ces deux estimations différentes de la consommation d'oxygène d'une abeille de la grappe à partir des mesures de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée, on se heurte à des difficultés insurmontables.

On est donc réduit à procéder de manière plus approximative, en sachant que les estimations qui seront obtenues n'indiqueront que des ordres de grandeurs.

3.2.5.2.4. Comparaison de nos valeurs à celles de la littérature (abeilles en hiver).

Comme les mesures effectuées sur la grappe entière s'étendent sur plusieurs jours, nous comparons les valeurs de la consommation d'oxygène estimée à partir de ces mesures (cf. tableau XXVI) à la consommation d'oxygène moyenne d'abeilles isolées d'hiver, placées à différentes températures ambiantes pendant 45 heures consécutives.

3.2.5.2.4.1. Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne (45 heures d'expérience) de l'abeille isolée d'hiver, placée à différentes températures, aux valeurs de la littérature.

La consommation d'oxygène moyenne (en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) de l'abeille isolée d'hiver, pendant les 45 heures d'expérience, est:

à 15°C de	1.598 $\pm$ 426 (')	(n = 8)
à 20°C de	1.198 $\pm$ 372	(n = 7)
à 25°C de	923 $\pm$ 331	(n = 6)
à 30°C de	717 $\pm$ 227	(n = 6)
à 35°C de	386 $\pm$ 101	(n = 6)

(') Ecart-type

Quelle que soit la température, nos valeurs sont plus élevées que celles estimées sur la grappe entière; même à 35°C où la consommation d'oxygène moyenne est la plus faible, la valeur mesurée est encore 7 à 13 fois plus élevée que les valeurs estimées.

Manifestement l'abeille isolée, placée dans la chambre respiratoire, a un métabolisme énergétique moyen différent de celui qu'elle aurait si elle était restée dans la grappe.

Dans la chambre respiratoire, l'abeille n'est pas immobile pendant toute la durée de l'expérience (STUSSI et HEUSNER, 1963b) (390), alors que dans la grappe hivernale, les abeilles sont le plus souvent inactives. Seules les abeilles situées au centre de la grappe présentent des activités (déplacements, mouvements abdominaux, ventilation) (PHILLIPS et DEMUTH, 1914) (391).

Etant donné ce comportement particulier des abeilles dans la grappe, nous avons comparé les valeurs obtenues sur la grappe à la consommation d'oxygène la plus faible (minimum) de l'abeille isolée en hiver, enregistrées aux différentes températures.

3.2.5.2.4.2. Comparaison de la consommation d'oxygène minimale de l'abeille isolée d'hiver, placée à différentes températures, aux valeurs de la littérature.

La figure 37 montre les valeurs les plus faibles de la consommation d'oxygène que nous avons enregistrées aux différentes températures en hiver (cf. 2.4.3.2.). Elles sont représentées par des croix. Les valeurs moyennes sont consignées dans le tableau XV.

On constate que les valeurs minima de la consommation d'oxygène, enregistrées à 15 et à 20°C, sont du même ordre de grandeur que celles qui ont été estimées à partir de mesures effectuées sur la grappe entière (cf. tableau XXVII). Ce fait montre que la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe, estimée à partir de mesures effectuées sur la grappe entière, est voisine de la consommation d'oxygène de repos d'une abeille placée à des températures de l'ordre de 15 à 20°C. Mais comme nous l'avons vu plus haut, toutes les abeilles de la grappe ne se trouvent pas à ces températures et ne sont pas au repos (PHILLIPS et DEMUTH, 1914) (392). C'est pourquoi nous avons reconstitué une grappe théorique en tenant compte de la topographie thermique et de la densité d'abeilles de manière à estimer théoriquement la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe.

3.2.5.2.4.3. Estimation théorique de la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe hivernale.

Comme précédemment, nous supposons que la grappe a la forme d'un solide sphéroïde oblong dont le grand axe est égal au double du petit axe. Nous divisons le volume de la grappe en zones concentriques depuis la périphérie de la grappe jusqu'en son centre, la profondeur de chaque zone étant de 2 cm.

Pour chaque zone, nous estimons (cf. tableau XXVII):

- 1° le volume (cf. relation 55) V exprimé en ml
- 2° la température θ " en degrés
- 3° la densité d'abeilles ρ " en nombre
d'abeilles par ml

- 4° la consommation d'oxygène d'une abeille, à partir de nos mesures $\dot{V}_{O_2}$ exprimée en $\mu l \cdot h^{-1}$
- 5° le nombre total d'abeilles dans la zone $m = \rho \cdot V$
- 6° la consommation d'oxygène des m abeilles $m \cdot \dot{V}_{O_2}$ exprimée en $\mu l \cdot h^{-1}$

L'effectif N de la grappe est égal à la somme des abeilles logées dans les différentes zones; en divisant la consommation d'oxygène totale de l'ensemble des abeilles de la grappe par N, nous estimons la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe.

Nous avons choisi comme diamètre de la grappe 25 cm, comme précédemment. Comme la profondeur de chaque zone est de 2 cm, on peut en définir 6, numérotées de 1 à 6 de la périphérie vers le centre. Nous supposons que la température augmente de manière linéaire de la périphérie vers le centre: la température de la zone 1 étant de 10°C et celle de la zone 6 de 35°C. L'estimation de la densité d'abeilles dans chaque zone figure dans le tableau XXVII. Nous avons estimé la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille, située dans les différentes zones thermiques, selon les critères suivants.

Nous considérons:

1° qu'aux températures comprises entre 10 et 25°C, l'abeille est pratiquement immobile; pour les températures de 15°, 20° et 25°C, nous utilisons les moyennes de la consommation d'oxygène minimum contenues dans le tableau XV.

Comme nous n'avons pas fait de mesures à 10°C, nous avons estimé à l'aide de la relation (39) la consommation d'oxygène minimum d'une abeille à 10°C. Nous utilisons pour cette estimation le Q_{10} calculé plus haut dans le paragraphe

($Q_{10} = 2,35$) et la consommation d'oxygène minimum moyenne à 15°C . La valeur obtenue est égale à $23,4 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$.

2° qu'aux températures comprises entre 30 et 35°C , les abeilles présentent quelque activité: nous admettons que leur consommation d'oxygène est égale à la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille isolée, mesurée en hiver, au cours de nos expériences de 45 heures, soit $717 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ à 30°C et $386 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ à 35°C (cf. 3.2.5.2.4.1.).

Les calculs montrent que dans les conditions théoriques dans lesquelles nous nous sommes placé, la consommation d'oxygène moyenne théorique d'une abeille de la grappe est comprise entre $42,2$ et $47 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$. Cette estimation est en bon accord avec les valeurs estimées à l'aide des mesures effectuées sur la grappe entière.

3.2.5.2.4.4. Conclusions partielles et comparaison de la consommation d'oxygène minimum de l'abeille isolée en hiver et en été.

L'ensemble des considérations qui précèdent montre:

1° qu'il est encore possible de déduire avec une assez bonne approximation la dépense d'énergie d'une grappe d'abeilles en hiver à partir des mesures de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée en hiver, à condition de tenir compte de la topographie thermique de la grappe et de la répartition des abeilles dans cette topographie thermique.

2° que le groupement des abeilles en grappe les place dans un état où leur dépense énergétique est très diminuée. La réduction des échanges s'explique surtout par l'immobilité des

abeilles et ce mécanisme est d'autant plus efficace que la plus grande partie d'entre elles se trouve aux basses températures.

Cependant, il reste encore un autre facteur responsable de la réduction de la dépense d'énergie de l'abeille en hiver. En effet, la comparaison des valeurs de la consommation d'oxygène minimum aux différentes températures entre l'hiver et l'été montre qu'en hiver, les valeurs sont plus faibles qu'en été. Cela n'est vrai qu'à 15 et à 20°C. La figure 37 illustre ce fait. A 15°C, la réduction est dans un rapport inférieur à 2.

En cercles pleins sont représentées les valeurs d'été et en croix les valeurs d'hiver. Chaque point correspond à la consommation d'oxygène minimum enregistrée au cours de toute l'expérience (45 heures).

Ainsi les abeilles réduisent leur dépense énergétique en hiver par deux mécanismes: en se mettant au repos presque absolu et en réduisant ce que nous avons convenu d'appeler "l'intensité métabolique" (').

Pour la biologie de l'abeille, cet engourdissement hivernal présente les avantages suivants:

(') Intensité métabolique: dépense d'énergie d'un animal (à une température donnée et au repos) dont le poids est choisi comme unité de référence. Dans la relation

$\dot{V}_{O_2} = a P^b$, "a" représente l'intensité métabolique.

KAYSER (in: Helgol. Wiss. Meeresunters., 1964, 9, p. 134) utilise le terme de "facteur d'intensité" pour désigner la constante a . Il va de soi que ce facteur exprime une constante d'intensité du métabolisme. Devant la lourdeur de l'expression "facteur d'intensité du métabolisme", nous avons préféré utiliser le terme "d'intensité métabolique".

a) il limite la consommation de miel à un minimum,

b) il limite l'accumulation des déchets dans le tractus digestif, ce qui évite la pollution de la ruche pouvant conduire à la dysenterie des abeilles, tant redoutée par les apiculteurs.

La colonie d'abeilles en hiver rappelle certaines particularités que l'on observe chez les mammifères en sommeil hivernal: engourdissement et réduction de l'intensité métabolique (KAYSER, 1961) (393).

Pour estimer quantitativement la réduction de l'intensité métabolique des hibernants en sommeil, liée directement à l'hibernation, il faut tenir compte de la chute de la température centrale et du poids des animaux. Dans ces conditions, nous pouvons comparer cette réduction à la diminution du métabolisme énergétique des abeilles que nous observons en hiver à 15°C.

3.2.5.2.4.5. Comparaison de la réduction de l'intensité métabolique de l'abeille en hiver à celle observée chez les hibernants en sommeil.

Considérons les trois relations suivantes:

1° la relation entre le poids et la consommation d'oxygène des hibernants réveillés (température centrale de 37°C environ) est:

$$(58) \quad \dot{V}_{O_2} = 7,45 P^{0,62} \quad (\text{KAYSER, 1950})(394)$$

où "a" est exprimé en $\text{ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$, $\dot{V}_{O_2}$ en $\text{ml} \cdot \text{h}^{-1}$ et P en grammes.

2° la relation entre le poids et la consommation d'oxygène des hibernants en sommeil est, exprimée dans les mêmes unités:

$$(59) \quad \dot{V}_{O_2} = 0,158 P^{0,69} \quad (\text{KAYSER, 1964}) (395)$$

Cette relation est valable théoriquement si tous les hibernants avaient une température centrale de 10°C pendant leur sommeil. Or, la température centrale des hibernants en sommeil varie selon la taille: elle est d'autant plus basse que l'animal est petit (KAYSER, 1964) (396). Pour établir la relation (59), il a fallu ramener à 10°C, à l'aide d'un Q_{10} , toutes les valeurs de consommation d'oxygène mesurées chez les hibernants en sommeil (HELMINGSEN, 1960 (397); KAYSER, 1964 (398)).

3° L'intensité métabolique des hibernants en sommeil augmente avec la température selon la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS, le Q_{10} étant de 2,15 (KAYSER, 1964) (379).

A partir de ces trois relations, nous pouvons comparer l'intensité métabolique des hibernants en sommeil à celle des hibernants réveillés. Mais il faut tenir compte de la différence de température des hibernants en sommeil (10°C) et des hibernants réveillés (37°C). La troisième relation nous permet d'estimer à l'aide de la relation (39):

$$(39) \quad \log Q_{10} = \frac{10}{\theta_2 - \theta_1} \log \frac{Q_2}{Q_1}$$

l'intensité métabolique théorique d'un hibernant en sommeil s'il avait une température centrale de 37°C. Dans la relation (39), $Q_{10} = 2,15$ (cf. 3°), $\theta_1 = 10^\circ\text{C}$, $\theta_2 = 37^\circ\text{C}$, et $\dot{V}_{O_2} = 0,158 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$. La valeur de $\dot{V}_{O_2}$ calculée est de $2^{(1)}$ $2^{(2)}$

$1,24 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$. L'intensité métabolique d'un hibernant en sommeil à 37°C , estimée par la relation (39), est donc six fois plus faible que celle des hibernants réveillés à même température ($7,45 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$; cf. relation (58)).

Il faut néanmoins tenir compte du fait suivant, lorsqu'on compare l'intensité métabolique des hibernants réveillés à l'intensité métabolique des hibernants en sommeil, estimée par le calcul: si on utilise pour déterminer "a" une unité plus grande, la réduction de l'intensité métabolique de l'hibernant en sommeil paraît plus faible. Ceci provient du fait que l'exposant du poids b de la relation $\dot{V}_{\text{O}_2} = a P^b$ est plus grand dans le cas des hibernants endormis.

En effet, si on exprime la dépense d'énergie de l'animal en Kcal par 24 heures et le poids en kilogrammes, les relations (58) et (59) deviennent respectivement (KAYSER, 1964) (400):

$$(60) \quad \dot{Q} = 60,9 P^{0,62}$$

$$(61) \quad \dot{Q} = 2,09 P^{0,69}$$

où "a" est exprimé en Kcal par 24 heures et par kilogramme. Dans ces unités, un calcul semblable à celui que nous avons effectué, montre que l'intensité métabolique théorique d'un hibernant en sommeil à 37°C est de $16,45 \text{ Kcal}$ par 24 heures et par kilogramme. La réduction par rapport à l'hibernant réveillé n'est dans ce cas que dans un rapport de 3,7.

La réduction de l'intensité métabolique de l'hibernant en sommeil est donc plus grande que celle des abeilles en hiver, quel que soit le calcul effectué.

Nous pouvons maintenant comparer l'intensité métabolique des abeilles en hiver à celle des hibernants en sommeil. Comme nous le montrerons au paragraphe 3.3.2.2., l'intensité métabolique de l'abeille est un peu plus faible, à même température (37°C), que celles des homéothermes. La réduction plus faible de l'intensité métabolique de l'abeille en hiver, comparée à celle des hibernants pendant leur sommeil, ne conduirait-elle pas à une intensité métabolique du même ordre de grandeur (à même température) dans ces deux espèces animales aussi différentes?

3.2.5.2.4.6. Comparaison, à même température, de l'intensité métabolique de l'abeille d'hiver à celle des hibernants en sommeil.

Pour éprouver l'hypothèse que nous venons de formuler, nous calculons à partir de la relation (59)

$$(59) \quad \dot{V}_{O_2} = 0,158 P^{0,69}$$

la consommation d'oxygène à 10°C d'un hibernant qui pèserait 100 mg, c'est-à-dire un poids égal à celui de l'abeille. La valeur obtenue est de $31,8 \mu l \cdot h^{-1}$. Or, la consommation d'oxygène minimum de l'abeille à 15°C est de $35,9 \mu l \cdot h^{-1}$, et nous avons estimé à $23,4 \mu l \cdot h^{-1}$ la consommation d'oxygène minimum de l'abeille à 10°C (cf. 3.2.5.2.4.3.).

L'accord remarquable entre la valeur théorique ($31,8 \mu l \cdot h^{-1}$) et notre valeur estimée, est une nouvelle preuve de la généralité de la loi des tailles et permet d'affirmer, compte tenu des raisonnements effectués au paragraphe 3.3.2.2. qu'en première

approximation, l'intensité métabolique de l'abeille en hiver, aux basses températures, est semblable à celle des hibernants en sommeil à la même température.

3.2.5.2.5. Problème de la régulation thermique de la grappe d'abeilles en hiver.

Pour aborder le problème de la régulation thermique de la grappe en hiver, nous calculons quelle est sa puissance de chauffe.

Il y a deux manières de l'estimer:

1° soit à l'aide des méthodes de thermochimie alimentaire, à partir de la consommation de miel de la grappe.

A M grammes de miel consommé par la grappe en un mois correspondent:

$$\frac{M \cdot 2,94 \cdot 4,18 \cdot 10^3}{30 \cdot 24 \cdot 3.600} \text{ Watts}$$

$$\text{soit } \frac{12,3}{2.592} M \text{ Watts .}$$

En novembre et décembre, la consommation mensuelle de miel est comprise entre 660 et 1.000 g (cf. tableau XXV).

La puissance de chauffe est donc comprise entre 1,87 et 4,75 Watts.

2° soit à l'aide des méthodes de thermochimie respiratoires, à partir de la consommation d'oxygène moyenne théorique que nous avons calculée au paragraphe précédent (environ $45 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$) et de l'effectif N de la grappe.

A l'aide de la relation (46), établie au paragraphe 3.2.2.2., nous calculons une puissance de chauffe de $26,145 \cdot 10^{-5}$ Watts par abeille. Si l'effectif N d'une grappe est compris entre 15.000 et 20.000 individus, la puissance de chauffe de la grappe est comprise entre 3,92 et 5,23 Watts.

Les deux estimations donnent des valeurs du même ordre de grandeur. Les puissances de chauffe calculées sont capables de maintenir un gradient thermique de 0,5 à 1,5°C entre l'air de notre ruche d'expérience (cf. relation (44) au paragraphe 3.2.2.1.) et l'air extérieur. Comme l'ampoule électrique de notre ruche d'expérience et la grappe d'abeilles sont des sources de chaleur assez localisées dans la ruche, nous pouvons comparer le gradient thermique que nous venons d'estimer à celui qui existe effectivement entre l'espace de la ruche laissé libre du fait de la formation de la grappe et l'atmosphère extérieure.

La figure 76 montre que la température de l'espace de la ruche expérimentale de HESS (1926) (401) où il n'y a pas d'abeilles est de l'ordre de 6 à 7°C. Au cours de cette mesure, la température extérieure était de 1°C. Le gradient thermique entre l'intérieur et l'extérieur de la ruche est donc de 5 à 6°C. Il est donc nettement supérieur au gradient thermique que nous avons estimé. Mais il faut rappeler que notre ruche d'expérience n'est pas calorifugée (absence de rayons de cire et de miel), contrairement à la ruche expérimentale de HESS (1926)(402). Si l'on tient compte de cette différence, il y a un assez bon accord entre le gradient thermique que nous avons estimé et le gradient thermique mesuré par HESS (1926) (403).

Etant donné la puissance de chauffe si faible de la grappe en hiver, on peut se demander si elle est suffisante pour régler la température de la grappe à un niveau donné ou si tout simplement le gradient thermique que l'on observe entre l'intérieur et l'extérieur de la grappe ne s'explique pas par la structure physique même de celle-ci.

Deux observations permettent de cerner davantage le problème:

1° la température de la couche périphérique de la grappe ne descend pratiquement jamais en dessous de 9 à 10°C. Or, comme nous l'avons déjà vu, 8°C est la température à laquelle l'abeille n'est plus en mesure de sortir de l'engourdissement par ses propres moyens (FREE et SPENCER-BOOTH, 1960) (404).

2° contrairement à ce qui se passe en été, la consommation d'oxygène nocturne de l'abeille isolée, placée à 15°C en hiver, n'atteint pratiquement jamais la valeur de repos, mais est 13 fois plus élevée pendant la phase N_1 où $\dot{V}_{O_2} = 481 \pm 130 \mu l \cdot h^{-1}$ ($n = 8$) et 6 fois plus élevée pendant la phase N_2 où $\dot{V}_{O_2} = 215 \pm 123 \mu l \cdot h^{-1}$ ($n = 8$). On observe le même phénomène à 20°C, mais il est cependant nettement moins accentué (cf. 2.4.3.2.).

Ces deux faits, qui nous paraissent liés, semblent confirmer l'hypothèse de SIMPSON (1961) (405) selon laquelle les abeilles ne règlent pas la température intérieure de la grappe, mais empêchent la température périphérique de descendre en dessous d'un seuil critique. De plus, lorsque le couvain commence à se développer, la colonie est soumise à un impératif supplémentaire, celui de maintenir la température du couvain à 35°C.

Ce type de régulation est-il spécifique des abeilles d'hiver? Le fait que l'abeille isolée ne réagit pratiquement pas en été à l'abaissement de température la nuit (du moins aux mois de mai-juin) semble montrer que les abeilles sont relativement peu sensibles à la valeur consigne la plus basse pendant ces mois de l'année. Par contre, les expériences que nous avons faites en octobre, montrent qu'à cette époque de l'année, l'abeille isolée est déjà beaucoup moins insensible à une basse température (15°C) la nuit, la consommation d'oxygène nocturne étant fréquemment supérieure à la valeur de repos.

3.2.5.2.6. Relation entre la durée de vie des abeilles et la température moyenne à laquelle elles sont soumises en été et en hiver.

L'abeille butineuse vit en été pendant 4 à 5 semaines et l'abeille d'hiver pendant 6 à 8 mois (RÖSCH, 1925 (406); DEMUTH, 1926 (407); FREE et SPENCER-BOOTH, 1959 (408)).

On peut se demander si l'augmentation de la longévité de l'abeille en hiver n'est pas due à la diminution du métabolisme énergétique moyen de l'abeille par rapport à celui de l'été, et en particulier si la longévité L n'est pas inversement proportionnelle au métabolisme énergétique moyen $\overline{\dot{V}}_{O_2}$, ce que l'on peut écrire sous la forme:

$$(62) \quad L \cdot \overline{\dot{V}}_{O_2} = \text{Cste}$$

Si on admet une durée de vie de l'abeille de 7 mois en hiver (soit 30 semaines) et de 4,5 semaines en été, et une

consommation d'oxygène moyenne de l'abeille en hiver de l'ordre de $45 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ (cf. 3.2.5.2.4.), la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille en été serait égale à:

$$\frac{45 \cdot 30}{4,5} = 300 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$$

Cette valeur ne correspond pas au métabolisme énergétique moyen d'une abeille en été, car elle est beaucoup trop faible. Cependant, elle est un peu supérieure à la consommation d'oxygène de repos de l'abeille en été à 35°C (cf. 3.2.5.2.4.4.). Ce résultat nous conduit à nous demander si la durée de vie ne dépend pas plutôt de la température moyenne de l'abeille (PHILLIPS, 1946) (409) selon une relation de Q_{10} , la durée de vie étant proportionnellement plus grande quand la température de l'abeille est plus faible. Pour éprouver cette hypothèse, nous calculons la température moyenne θ_1 de l'abeille en hiver à l'aide de la relation (39):

$$(39) \quad \log Q_{10} = \frac{10}{\theta_2 - \theta_1} \log \frac{d_2}{d_1}$$

Dans cette relation $Q_{10} = 2,35$ (valeur que nous avons déterminée expérimentalement (cf. 3.2.5.2.4.2.)); $\theta_2 = 39,5^{\circ}\text{C}$ (température moyenne de l'abeille en été, cf. 3.3.1. et 3.3.3.); d_2 = durée de vie en hiver = 30 semaines; d_1 = durée de vie en été = 4,5 semaines.

Dans ces conditions, la température moyenne θ_1 de l'abeille en hiver est égale à $17,2^{\circ}\text{C}$.

Comme la température de l'abeille et de son thorax en particulier est de 1 à 2°C supérieure à la température ambiante

(à ce niveau thermique) (ESCH, 1969) (410), la température moyenne à laquelle est l'abeille dans la grappe en hiver serait donc de l'ordre de 15 à 16°C. Cette estimation est en bon accord avec ce que nous avons vu à propos de la température de la grappe en hiver (cf. 3.2.5.2.3.).

La durée de vie d'une abeille dépendrait-elle de la température à laquelle est soumis un tissu particulier de l'abeille, tel que le système nerveux central ou les glandes endocrines? Le métabolisme énergétique de ce tissu dépendant de la température selon une relation de Q_{10} , ce tissu serait d'autant plus rapidement usé que la température à laquelle il est soumis est élevée.

3.3. SITUATION DU METABOLISME ENERGETIQUE DE L'ABEILLE DANS LA SERIE ANIMALE.

On distingue deux catégories principales d'animaux, les poïkilothermes et les homéothermes.

Dans le sens étymologique de ces termes, poïkilotherme signifie "température variable", homéotherme "température constante".

Il existe cependant une troisième catégorie d'animaux qui ne peuvent être rangés dans les deux précédentes, car dans leurs conditions de vie habituelles, leur température centrale est à certains moments constante et à d'autres variable. On les classe sous la désignation d'hétérothermes.

Du fait de leur thermorégulation, les homéothermes se distinguent des poïkilothermes par:

1° une augmentation de leur métabolisme énergétique lorsque la température ambiante diminue,

2° une température centrale qui, en général, est supérieure à la température ambiante.

De plus, l'intensité métabolique des tissus des homéothermes est nettement plus élevée que celle des tissus des poïkilothermes.

Pour situer l'abeille par rapport à ces trois types d'organisations physiologiques, nous examinerons successivement:

1° la réaction de thermogenèse au froid de l'abeille isolée,

2° l'intensité métabolique des abeilles ,

3° la température corporelle des abeilles.

3.3.1. Réaction de thermogenèse au froid de l'abeille isolée.

Chez l'homéotherme, la réaction de thermogenèse au froid lui permet de lutter contre le refroidissement et ainsi de maintenir constante sa température centrale. Peut-on en dire autant de l'abeille?

Pour pouvoir répondre à cette question, nous estimons la température interne de l'abeille en fonction de la température ambiante, d'après nos mesures de la consommation d'oxygène.

3.3.1.1. Estimation de la température interne de l'abeille aux différentes températures ambiantes.

Considérons l'ensemble des relations suivantes:

1° soient Q_1 la production de chaleur de l'abeille à la température extérieure θ_1 et Q_2 la production de chaleur de l'abeille à θ_2 , la pente de thermogénèse K' est égale à:

$$(63) \quad K' = \frac{Q_2 - Q_1}{\theta_2 - \theta_1}$$

2° soit K la conductance thermique globale de l'abeille. D'après les lois de l'écoulement de la chaleur, K est égal à:

$$(64) \quad K = \frac{Q}{\theta_i - \theta_e}$$

où θ_i est la température interne de l'abeille et θ_e la température ambiante.

On tire des relations (63) et (64) les relations suivantes:

$$(65) \quad Q_1 = K \cdot (\theta_i - \theta_1)$$

$$(66) \quad Q_2 = K \cdot (\theta_i - \theta_2)$$

3° si la température θ_i de l'abeille est réglée, la relation (63) peut s'écrire en remplaçant Q_1 et Q_2 par leurs expressions (65) et (66). On obtient:

$$(67) \quad K' = \frac{(\theta_1 - \theta_2)}{(\theta_2 - \theta_1)} \cdot K$$

et si $\theta_2 - \theta_1 = \Delta \theta$, la relation (67) devient:

$$(68) \quad K' = - K$$

Dans ces conditions, la pente de thermogénèse est égale, en valeur absolue, à la conductance thermique globale de l'abeille.

4° si effectivement la température de l'abeille est réglée, on doit trouver la même valeur θ_i , quelle que soit la température ambiante θ_e , à l'aide de la relation:

$$(69) \quad \dot{V}_{O_2} = K \cdot (\theta_i - \theta_e)$$

soit

$$(70) \quad \theta_i = \frac{1}{K} \cdot \dot{V}_{O_2} + \theta_e$$

où $\dot{V}_{O_2}$ est la consommation d'oxygène de l'abeille à la température θ_e .

3° Pour effectuer ces calculs, il faut connaître la valeur de K. Nous la déterminons à l'aide de la relation (63), en utilisant la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille au cours de la phase D₁. Nous avons effectué plusieurs estimations de K qui sont contenues dans le tableau XXVIII.

Les quatre estimations sont du même ordre de grandeur. Nous choisissons pour nos calculs la moyenne des quatre valeurs, soit 262 $\mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ par degré. Nous n'avons pas utilisé pour θ_1 la

valeur de 15°C, car à cette température, la courbe de thermogénèse change de pente (cf. 2.3.3.1. et 2.4.3.1.).

A l'aide de la relation (79), nous calculons la température interne de l'abeille, placée aux différentes températures ambiantes en été et en hiver. Le tableau XXIX contient les résultats.

L'augmentation de la thermogénèse au cours de la phase D_1 est pratiquement suffisante pour rendre la température de l'abeille indépendante de la température ambiante, aussi bien en été qu'en hiver, sauf à 15°C en hiver, où elle reste un peu plus basse. Les températures estimées en été sont du même ordre de grandeur que les températures thoraciques de l'abeille mesurées par SOTAVALTA (1954b) (411) et ESCH (1960) (412).

En été, la température de l'abeille est systématiquement plus élevée qu'en hiver. La différence est en moyenne de $2,58 \pm 1,57^\circ\text{C}$ ($n = 5$). Elle est plus accentuée aux basses températures (de 15 à 25°C). Elle est significative à $p = 0,05$ (cf. tableau XXIX).

La différence que nous constatons et qui est en rapport avec la saison peut être rapprochée des observations de HERAN (1952)(413) sur les variations du thermopréférendum des abeilles. En effet:

a) lorsqu'il y a du couvain dans la ruche, le thermopréférendum des abeilles, âgées de 0 à 23 jours, est plus élevé (36°C) que celui des abeilles plus âgées (33°C).

b) lorsqu'il n'y a pas de couvain dans la ruche en été, seules les abeilles âgées de moins de 7 jours ont un thermopréférendum de 36°C, alors que les abeilles âgées de plus de 7 jours ont un thermopréférendum de 33°C.

c) en hiver, le thermopréférendum des abeilles est de 33°C. Or, à cette époque de l'année, il n'y a pas de couvain ou très peu.

Le thermopréférendum des abeilles de plus de 7 jours est donc lié à la présence de couvain. La différence des températures internes des abeilles que nous avons estimées en hiver et en été peut s'expliquer en partie comme une conséquence de la différence de l'état physiologique de la ruche en hiver et en été.

L'extrapolation de la courbe de thermogénèse au froid de l'abeille à consommation d'oxygène nulle, à partir de la consommation d'oxygène moyenne à 20°C pour $K = 262 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par °C, montre que la température de l'abeille serait de l'ordre de 40°C en été et de 37,5°C en hiver.

Ces températures sont voisines des températures estimées de l'abeille à partir de nos expériences et des températures mesurées de l'abeille (ESCH, 1960) (414). Ceci confirme que la chaleur s'écoule de l'abeille vers l'extérieur selon les lois d'écoulement de la chaleur (loi de NEWTON).

Peut-on conclure de l'ensemble de ces faits que l'abeille règle sa température interne? Ou faut-il comprendre, comme le suggère SIMPSON (1961) (415) que la réaction de thermogénèse au froid de l'abeille est la conséquence de la recherche du thermopréférendum?

Pour essayer de répondre à cette question, il faut que nous comparions le comportement de la température de l'abeille en fonction de la température extérieure à la thermorégulation que présentent certains reptiles et certains homéothermes imparfaits ou hétérothermes.

3.3.1.2. Thermorégulation chez les reptiles.

BOGERT (1949) (416), travaillant sur le terrain, mesure la température cloacale de deux reptiles (Sceloporus et Cnemidophorus) 30 secondes après les avoir tués. Aussi bien dans le climat chaud et sec de l'Arizona que dans le climat chaud et humide de la Floride, ces animaux ont une température cloacale sensiblement constante et égale à 35-36°C pour Sceloporus et 41°C pour Cnemidophorus.

En commentant les expériences de BOGERT (1949) (417), MARX (1955) (418) disait "qu'il s'agit d'une homéothermie passagère, réalisée par un comportement". Depuis de nouvelles recherches ont confirmé ce point de vue.

En effet, DeWITT (1967) (419) enregistre la température cloacale du Dipsosaurus dorsalis à l'aide de thermocouples. Les animaux sont placés dans un gradient thermique concentrique. Lorsqu'ils sont dans leur phase d'activité et en dehors de leur abri, ils maintiennent leur température cloacale aux environs de 30,5°C en changeant de position dans l'espace.

BARTHOLOMEW et FUCKER (1964) (420) montrent que le varan Amphibolurus barbatus présente également une thermorégulation par comportement, mais il semble qu'il utilise, en plus, des mécanismes physiologiques dans ce but. Dans le même sens, les expériences de HUTCHINSON et coll. (1966) (421) montrent que la femelle du python des Indes est capable, au moment de l'incubation des oeufs, d'augmenter son métabolisme énergétique quand la température ambiante baisse de 32 à 21°C. Par contre, elle est poïkilotherme entre les périodes d'incubation. Ces observations montrent que chez le python, la thermogénèse est liée à la reproduction, ce qui le rapproche des abeilles.

Récemment, HAMMEL et coll. (1967) (422) ont montré que, dans le cas du lézard, Tiliqua scincoides, la thermorégulation est à la fois sous le contrôle de la température de l'hypothalamus et de la température d'autres parties du corps. Ces mécanismes le rapprochent des homéothermes chez lesquels on connaît l'importance des températures profondes et hypothalamiques en particulier, et des températures superficielles dans la physiologie de la thermorégulation (cf. HARDY, 1961 (423); cf. HERZFELD, 1963 (424); THAUER, 1967 (425)).

Ces observations, effectuées chez les reptiles, nous font penser comme MARX (1955) (426) qu' "il faut donc admettre une température préférée interne et distinguer préférendum thermique interne de préférendum thermique externe. Les vrais homéothermes réalisent leur préférendum thermique interne par endothermie, production de chaleur interne, les reptiles par exothermie, par absorption de chaleur".

Chez l'abeille, ces deux mécanismes entrent en jeu, de telle sorte que la température interne de l'abeille reste pratiquement constante pendant toute la journée: en effet, lorsque l'abeille est à l'extérieur de la ruche (butinage), il y a combinaison de la production de chaleur interne et de l'absorption de chaleur rayonnante du soleil, et lorsque l'abeille est dans la ruche, la chaleur extérieure utilisée par une abeille donnée provient du métabolisme énergétique des autres abeilles.

3.3.1.3. Thermorégulation chez certains mammifères hétérothermes.

On sait qu'il existe en dehors des mammifères qui hibernent un certain nombre d'espèces animales qui présentent une

homéothermie imparfaite: la température centrale n'est maintenue constante que dans certaines conditions particulières et pendant un certain temps. Aussi les a-t-on rangés sous la désignation générale et commode d'hétérothermes. On rencontre ces espèces animales surtout parmi les mammifères primitifs (monotrèmes, marsupiaux tels que les opossums, placentaires primitifs tels que les chiroptères de petite taille, les insectivores de la famille des Tenrecinae, les rongeurs de petite taille comme les souris naines). On rencontre également des cas d'hétérothermie chez de petits oiseaux (oiseaux-mouche, hirondelle, martinet). KAYSER (1967) (427) a fait une revue exhaustive sur le problème de l'évolution de la thermorégulation incomplète; nous allons donc nous limiter à l'étude de certains cas particuliers d'hétérothermie dans le but de les comparer à l'abeille.

D'une manière générale, la température centrale des hétérothermes est maintenue constante seulement pendant la phase active de l'animal; ce fait est plus marqué si la température ambiante est basse, à condition qu'elle ne dépasse pas une valeur critique inférieure. Comme très souvent la phase d'activité est couplée au cycle nycthéméral, il en résulte un cycle nycthéméral de la dépense d'énergie et de la température centrale.

Ce fait est bien connu chez les chauves-souris (EISENTRAUT, 1934) (428): Plecotus auritus est hypothermique le jour et homéotherme la nuit en été, à condition que la température ne descende pas en dessous de 10°C; par contre, HERLEID (1963) (429), en mesurant pendant 24 heures consécutives la consommation d'oxygène d'une autre espèce de chauve-souris (Tadarida brasiliensis mexicana), n'observe pas de rythme circadien net:

il reste néanmoins que la consommation d'oxygène minimale au cours du nycthémère, à une température donnée, augmente lorsque la température ambiante passe de 10 à 40°C, alors que la consommation d'oxygène maximale au cours du nycthémère, à une température donnée, augmente quand la température ambiante diminue de 40 à 10°C. Cependant, plus la température est basse, moins nombreux sont les individus qui répondent à un abaissement de la température ambiante par une augmentation de leur production de chaleur: la variabilité des valeurs maximales au cours de l'expérience est la plus grande à 10°C. L'ensemble de ces faits rappelle ce que nous avons observé chez l'abeille (cf. 2.3.3.) à 15°C.

Chez les Tenrecinae, HERTER (1962 (430), 1964 (431)) observe que la température cutanée de l'animal, mesurée à l'aide d'un thermomètre posé légèrement sur la peau du ventre, présente une variation nycthémérale dont l'amplitude augmente quand la température ambiante diminue de 33 à 13°C. Cette variation nycthémérale est en rapport avec l'activité de l'animal. Ce fait est tout à fait comparable à ce que nous observons chez l'abeille isolée (cf. 2.3.4.1.) quant à la variation de l'amplitude du rythme nycthéméral de la consommation d'oxygène en fonction de la température ambiante.

En mesurant simultanément la température centrale et la consommation d'oxygène du Tenrec Centetes ecaudatus, HILDWEIN (1964) (432) observe que cet animal est seulement hétérotherme pendant la saison froide. Cependant, il n'y a pas de variation nycthémérale nette de la température centrale. Selon l'avis de l'auteur, l'absence de rythme nycthéméral est peut-être due aux conditions expérimentales, les animaux porteurs de sondes thermiques pouvant être perturbés dans leur comportement habituel.

Parmi les opossums du genre *Marmosa*, MORRISON et McNAB (1962) (433) montrent que ce genre d'animaux, placés entre 16 et 25°C, présentent un rythme nycthéméral de la consommation d'oxygène, également de très grande amplitude; la consommation d'oxygène devient très faible le jour, ce qui entraîne une chute de la température centrale à un niveau voisin de celui de la température ambiante. GODFREY (1965) (434) observe le même phénomène chez la souris marsupiale *Onithopsis larapinta*. BARNHOLMEW et HUDSON (1962) (435), travaillant sur un autre genre d'opossum (*Cercaerus nanus*), observent également la labilité de la température centrale, mais sans qu'il se manifeste un rythme nycthéméral net.

Quant aux souris naines du genre *Perognathus*, placées à 15°C, et avec une ration alimentaire réduite, elles entrent, elles aussi, en torpeur le jour avec chute de la consommation d'oxygène; la température centrale atteint un niveau pratiquement égal à celui de la température ambiante. La durée de la phase de torpeur augmente lorsque la ration alimentaire diminue (TUCKER, 1962) (436).

CHEW et coll. (1965) (437) retrouvent des faits semblables chez les mêmes espèces en mesurant également la consommation d'oxygène. Ils précisent qu'à 20°C déjà, une souris privée de nourriture, entre en torpeur chaque jour; la nuit, son métabolisme énergétique atteint un niveau suffisant pour maintenir la température centrale à 37°C.

D'après les mêmes auteurs, le rythme nycthéméral de la consommation d'oxygène persiste lorsqu'on place une souris à 10°C et sans nourriture; mais l'amplitude et la durée pendant laquelle l'animal lutte contre le froid en augmentant sa dépense d'énergie, diminuent en fonction du temps. Quelque-

fois, une phase d'activité nocturne ne se manifeste même pas et l'animal reste en hypothermie pendant 48 à 56 heures. Au bout de quelque 3-4 jours, la souris reste pratiquement toujours hypothermique. Six souris naines, placées dans la même chambre respiratoire et dans une atmosphère de 4,5 pour 100 de CO₂ à 15°C et sans nourriture, semblent mieux résister au froid; l'amplitude du cycle nycthéral diminue cependant régulièrement d'un jour à l'autre.

JOHANSEN et KROG (1959) (438) montrent des faits analogues chez une souris arctique, Sicista betulina. Cette espèce hiberne pendant 7 mois de l'année et, pendant la période estivale, la température centrale n'atteint 36-38°C que pendant la nuit au cours de la phase d'activité maximum. Exposée à 10-15°C, cette souris ne réagit au froid par une augmentation de sa consommation d'oxygène que pendant peu de temps, la durée étant très variable d'un individu à l'autre (entre 5 minutes et 4 heures). Cette espèce illustre de manière particulièrement frappante l'utilisation de l'hétérothermie comme facteur d'adaptation au climat.

Les résultats obtenus par CHEW et coll. (1965) (439) rappellent ce que nous observons chez l'abeille isolée ou en petits groupes à 15°C et à 20°C: diminution de l'amplitude du rythme nycthéral de la consommation d'oxygène en fonction du temps (cf. 2.3.4.1.). Cependant, dans nos expériences, les abeilles disposent de nourriture. Elles sont donc encore beaucoup moins bonnes thermorégulatrices que les souris naines. Il est possible que la résistance au froid des abeilles, même nourries, soit limitée du fait de l'accumulation de produits de déchets dans le tractus digestif qui résulte de la forte consommation de miel aux basses températures (FRET et SPENCER-BOOTH, 1953) (440).

L'abeille isolée se rapproche donc des hétérothermes par les caractères suivants:

1° la température centrale élevée provient d'une thermogenèse de réchauffement chimique.

2° le maintien d'une température élevée (de l'ordre de 37°C) est lié à la phase d'activité.

3° comme la phase d'activité est le plus souvent liée au cycle nycthéral, la température centrale reste élevée seulement pendant une partie du nycthéral.

4° la réaction de thermogenèse au froid est labile si la température ambiante atteint un niveau critique inférieur.

L'abeille se distingue néanmoins des hétérothermes car:

a) isolée, elle est déjà hétérotherme à 30°C,

b) vivant en société à 35°C (en été, en particulier), elle échappe à l'hétérothermie; en effet, dans ces conditions naturelles, elle n'a probablement plus de rythme nycthéral très accusé de sa température interne.

L'abeille isolée serait certainement capable de maintenir sa température à un niveau élevé (37-40°C), mais cela nécessiterait une dépense d'énergie disproportionnée par rapport à sa petite taille et l'obligerait à bouger et à se nourrir constamment.

Or, c'est précisément un comportement de ce type que présente la musaraigne Sorex cinereus cinereus qui est le plus petit mammifère homéotherme que l'on connaisse (PEARSON, 1947) (441).

Ceci nous conduit au problème de la relation entre la taille de l'animal et l'homéothermie. HABEREY (1960) (442) a montré que la pente de thermogenèse chez les homéothermes est d'autant plus forte que la taille de l'animal est petite.

VON SCHELLING (1954) (443) a estimé théoriquement entre 20 mg et 4,510 g la limite inférieure du poids d'un homéotherme de forme sphérique. Cette estimation théorique varie lorsque l'exposant du poids b de la relation $\dot{V}_{O_2} = a P^b$ passe de 0,72 à 0,75. Le poids de l'abeille est situé dans cet intervalle théorique. De fait, elle est capable d'être "homéotherme". Remarquons que tous les homéothermes, dont les poids se situent dans cet intervalle théorique (oiseaux-mouches, musaraignes) sont en réalité des hétérothermes. Même la souris qui pèse de 20 à 30 g est facilement hypothermique, ce qui montre l'importance de la taille dans la réalisation de l'homéothermie.

L'abeille se rapproche d'un homéotherme par sa réaction de thermogenèse au froid. Celle-ci contribue à maintenir constante la température de l'animal. Mais ceci ne suffit pas pour faire de l'abeille un homéotherme dans le sens large du terme à cause de la petitesse de sa taille. Inversement, la petite taille de l'abeille lui permet d'absorber facilement de la chaleur extérieure. De plus, la vie en société permet d'éviter les inconvénients biologiques liés à l'hétérothermie en permettant de réaliser une homéothermie en groupe.

Cette voie particulière pour réaliser une "homéothermie" se trouve parmi d'autres espèces d'hyménoptères sociaux: les guêpes, les frelons, les bourdons, les Xylocopes (cf. 2.6.) (STUSSI, 1960) (444).

Nous allons maintenant examiner succinctement les mécanismes de la thermogenèse de l'abeille.

3.3.1.4. Mécanismes de la thermogenèse de l'abeille.

La thermogenèse de l'hétéotherme repose sur trois mécanismes fondamentaux: l'activité motrice volontaire, le frisson et la production de chaleur non liée à l'activité musculaire (HART, 1962) (445).

ESCH (1960) (446) a montré que la température la plus élevée de l'abeille se trouve au niveau du thorax: la température est pratiquement la même sur le thorax que sous la cuticule. Ceci montre que le thorax est un gros producteur de chaleur. C'est à cet endroit que se trouvent de grosses masses musculaires dont la contraction libère de la chaleur. En enregistrant simultanément chez une même abeille les potentiels d'action et la température des muscles alaires du thorax, ainsi que les mouvements du thorax, ESCH (1964) (447) démontre que la production de chaleur provient de la contraction des muscles thoraciques. Il observe cependant qu'il peut y avoir production de chaleur même en l'absence de mouvements thoraciques détectables. Nos expériences d'enregistrements simultanés de la consommation d'oxygène et de l'activité de l'abeille isolée (STUSSI et HEUSNER, 1963b) (448) indiquent le rôle important de l'activité locomotrice dans la production de chaleur dans le cas de l'abeille isolée. Il est probable que, dans la ruche, les abeilles produisent également de la chaleur sans se déplacer par contraction des muscles thoraciques comme le montrent les expériences de ESCH (1964)(449).

On peut néanmoins se demander si l'abeille ne dispose pas d'autres moyens de production de chaleur non liés à l'activité musculaire, comme c'est le cas des homéothermes (cf. HARDY, 1961 (450); SMITH et HOLJER, 1962 (451)). Chez ces derniers, on a, entre autres, montré le rôle important de la graisse brune dans la thermogenèse de réchauffement des rats adultes exposés au froid (SMITH, 1961 (452), 1964 (453)) et chez les hibernants au cours de leur réveil (SMITH et HOCK, 1963 (454); HAYWARD et coll., 1965 (455); HAYWARD et BALL, 1966 (456)). Récemment, on a retrouvé des faits semblables chez le cobaye nouveau-né (BRÜCK et WUNNENBERG, 1966) (457), et chez le lapin nouveau-né (HEIM et HULL, 1966) (458). Le corps adipeux de l'abeille et des insectes en général aurait-il, outre ses multiples fonctions (VAGUE et FENASSE, 1965 (459); cf. ROCKSTEIN, 1964-1965 (460)) aussi un rôle particulier dans la thermogenèse?

La présence de la réaction de thermogenèse au froid chez l'abeille individuelle permet de situer le détecteur de température du "thermostat-ruche" au niveau de chaque individu. HERAN (1952) (461) a situé entre autres des récepteurs thermiques sur les antennes. Récemment, SCHOONHOVEN (1967) (462) signale l'existence de récepteurs au froid même chez des larves de lépidoptères.

3.3.2. Intensité métabolique de l'abeille.

Pour comparer l'intensité métabolique de l'abeille à celle des autres animaux, il faut tenir compte de l'influence du poids et de la température sur la consommation d'oxygène.

Il faut donc connaître la relation entre le poids et la consommation d'oxygène et comparer l'intensité métabolique à une même température.

Du fait que l'abeille est capable de vivre dans une zone de température très étendue, nous pouvons comparer directement à une même température, son intensité métabolique à celle des poïkilothermes et à celle des homéothermes.

3.3.2.1. Comparaison, à même température, de l'intensité métabolique de l'abeille à celle des poïkilothermes.

Comme nous avons mesuré la consommation d'oxygène de trois espèces de poissons de tailles très différentes (Lebistes reticulatus, poids de 10 à 200 mg), Xyphophorus helleri, 10 à 300 mg, et Aequidens latifrons, 4 à 60 g) (HEUCHER et coll., 1963) (463), nous avons pu établir la relation interspécifique entre la consommation d'oxygène et le poids pour ces trois espèces (STUSSI et coll., 1963) (464). Les mesures ont été faites à 25°C, les poissons ayant été adaptés à cette température. Les valeurs mesurées de la consommation d'oxygène correspondent à une dépense énergétique voisine de celle du repos: en effet, les poissons sont très peu actifs dans la chambre respiratoire.

La figure 77 représente les résultats que nous avons obtenus. Les poids, exprimés en mg, et la consommation d'oxygène ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$) sont portés en échelle logarithmique.

La relation entre le logarithme du poids et le logarithme de la consommation d'oxygène est linéaire. L'équation de la droite de régression se traduit donc par la relation (71):

$$(71) \quad \log \dot{V}_{O_2} = b \log P + \log a$$

soit

$$(72) \quad \dot{V}_{O_2} = a P^b$$

où b est l'exposant du poids et a l'intensité métabolique.

La droite de régression interspécifique de la consommation d'oxygène sur le poids a une pente b de $0,70 \pm 0,02$ (') ($p = 0,05$) ($N = 119$). L'intensité métabolique a est égale à $0,168$ ml par heure et par gramme ($\Theta = 25^\circ\text{C}$). Ces résultats sont semblables à ceux obtenus par KAYSER (1950) (455) qui a établi la relation entre le poids et la consommation d'oxygène chez les batraciens et les reptiles.

Le poids de l'abeille est dans la zone de poids situé dans l'intervalle de poids des poissons dont nous avons mesuré la consommation d'oxygène.

A 25°C , une abeille de $86,3 \pm 13,7$ mg ($n = 6$) (cf. 2.4.4.2.; tableau XVII) consomme $132 \pm 36 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ ($n = 6$) (cf. 2.3.3.2.3.; tableau IX) d'oxygène pendant la phase nocturne N_1 , la consommation d'oxygène minimum étant à cette température de $102 \pm 27 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ ($n = 6$) (cf. tableau IX). Comme l'abeille reste pratiquement au repos pendant la phase nocturne à cette température, elle se trouve donc dans un état physiologique très semblable à celui d'un poisson de $86,3$ mg. Ce dernier consomme $31,6 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ (valeur estimée à l'aide de l'équation de la droite de régression interspécifique $\dot{V}_{O_2} = 0,168 P^{0,70}$).

A même température et à poids égal, l'abeille consomme donc 3,2 à 4,5 fois plus d'oxygène que le poisson.

Même en hiver, la réduction de l'intensité métabolique n'est pas suffisante pour atteindre celle des poïkilothermes.

(') Demi-intervalle de confiance calculé à $p = 0,05$.

car la consommation d'oxygène minimum d'une abeille à 15°C est encore de $35,9 \pm 10,8 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ ($n = 8$) (cf. tableau XV): elle est donc aussi élevée que celle d'un poisson de taille semblable à 25°C.

L'abeille n'est cependant pas la seule espèce d'insectes à présenter une intensité métabolique supérieure à celle des poïkilothermes. Le tableau XXX contient les valeurs de la consommation d'oxygène horaire minimum que nous avons enregistrées à 25°C chez d'autres espèces d'hyménoptères sociaux (Bombus lapidarius, Bombus terrestris, Vespula germanica) et chez la mouche Calliphora erythrocephala. Les poids frais mesurés au début de l'expérience (poids frais initial) sont également dans le tableau XXX. La figure 77 représente les valeurs de la consommation d'oxygène en fonction du poids frais initial chez ces espèces.

Tous les points sont systématiquement situés au dessus de la droite de régression interspécifique des poissons et forment une ellipse. La régression de la consommation d'oxygène sur le poids est significative à $p = 0,01$ ($F = 44^{**}$); la droite de régression a une pente de 0,34 et l'intervalle de confiance de b calculé à $p = 0,05$ est de 0,54.

Ces faits montrent que l'intensité métabolique élevée n'est ni une propriété spécifique des hyménoptères sociaux, ni liée à la présence de la réaction de thermogenèse au froid, car on l'observe aussi chez la mouche. Ils nous conduisent à nous poser la question suivante: l'intensité métabolique des abeilles est-elle aussi élevée que celle des homéothermes?

3.3.2.2. Comparaison, à même température, de l'intensité métabolique de l'abeille à celle des homéothermes.

Nous avons vu précédemment que lorsque l'abeille est à 35°C, sa température est de quelques degrés supérieure à la température ambiante: elle est donc très voisine de la température centrale des homéothermes. Nous pouvons comparer directement l'intensité métabolique de l'abeille placée à 35°C à celle des homéothermes, car la température à laquelle se font les oxydations cellulaires est la même.

Comme le poids moyen d'une abeille est de l'ordre de 100 mg, nous estimons la consommation d'oxygène basale d'un homéotherme de même taille à l'aide de l'équation de régression interspécifique entre le poids et le métabolisme énergétique, établie chez les homéothermes (BRODY, 1945) (466). Nous avons transformé les données originales, qui étaient exprimées en Kcal par 24 heures en $\text{ml} \cdot \text{h}^{-1}$ d'oxygène en utilisant le coefficient thermique de l'oxygène correspondant aux lipides ($4,7 \text{ Kcal} \cdot \text{l}^{-1}$).

L'équation (73), publiée par BRODY (1945) (467):

$$(73) \quad \dot{Q} = 70,2 P^{0,738}$$

Kcal en
24 heures

kilogrammes

a en Kcal par 24 heures et par kilogramme, devient:

$$(74) \quad \dot{V}_{O_2} = 3,748 P^{0,738}$$

$\text{ml} \cdot \text{h}^{-1}$

grammes

a en $\text{ml} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$.

La consommation d'oxygène d'un homéotherme de 100 mg, extrapolée à l'aide de la relation (74) et dont la température centrale serait de 37°C, est égale à $0,695 \text{ ml} \cdot \text{h}^{-1}$, soit $695 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$.

Il est impossible de vérifier expérimentalement cette valeur chez un homéotherme, car il n'existe pas d'homéotherme pesant 100 mg. Par contre, il est possible de la comparer au métabolisme énergétique d'un embryon d'homéotherme, en particulier à celui d'un embryon de poulet de 100 mg.

Le poids d'un embryon de poulet passe, entre le quatrième et le cinquième jour d'incubation, de 60 mg à 160 mg (ROMANOFF, 1960) (468). Parallèlement, la consommation d'oxygène passe respectivement de $523 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ à $695 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ (HEUSNIE et LAHND, 1963) (469). En première approximation, l'interpolation linéaire de la consommation d'oxygène d'un embryon de 100 mg conduit à la valeur de $671 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$. Il y a donc un bon accord entre la valeur théorique ($695 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$) et la valeur expérimentale ($671 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$).

Comme on a déterminé l'intensité métabolique des homéothermes en plaçant les animaux dans les conditions du métabolisme de base, il faut comparer le métabolisme énergétique de l'abeille à celui des homéothermes en utilisant la dépense énergétique la plus faible de l'abeille, nécessaire à maintenir sa température à 37°C. La consommation d'oxygène de l'abeille pendant la phase de repos nocturne à 35°C nous paraît être un bon terme de comparaison. Cette consommation d'oxygène est de $316 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ pendant la phase N_1 et de $216 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ pendant la phase N_2 . La deuxième valeur est probablement plus correcte : elle est nettement inférieure aux valeurs théoriques ($695 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$) et expérimentale ($671 \mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$), obtenues dans le cas des homéothermes. L'inten-

sité métabolique de l'abeille est donc de l'ordre de trois fois inférieure à celle des homéothermes. Elle est, par conséquent, du même ordre de grandeur que celle des varans chez lesquels elle est également trois fois inférieure à celle d'un homéotherme de même poids et à même température (BARTHOLOMEW et TUCKER, 1954) (470). Or, d'après ces auteurs, l'intensité métabolique des varans est plus proche de celle des homéothermes que de celle des poïkilothermes. Nous pouvons extrapoler de ce fait qu'en première approximation, l'intensité métabolique des abeilles est, elle aussi, plus proche de celle des homéothermes.

Par son intensité métabolique élevée, l'abeille se rapproche sous ce rapport également des homéothermes. Elle présente en outre le caractère particulier d'avoir en hiver une intensité métabolique du même ordre de grandeur que celle des hibernants en sommeil (cf. 3.2.5.2.4.6.).

3.3.3. Température interne élevée des abeilles.

Comme nous l'avons vu au chapitre 3.3.1., la température interne de l'abeille reste pratiquement de l'ordre de 37 à 40°C pendant tout le nycthémère. Ces températures sont du même ordre de grandeur que les températures centrales des homéothermes.

Ce fait est un nouvel élément qui montre la généralité de la liaison entre le choix d'un préférendum thermique "interne" élevé (MARX, 1955) (471), que BURTON et EDHOLM (1955) (472) situent entre 36 et 41°C et l'apparition de mécanismes thermorégulateurs.

Il est d'ailleurs intéressant de noter que les animaux, chez lesquels la thermorégulation s'est développée, sont apparus à peu près au même moment de l'histoire animale.

En effet, d'après JEANHEL (1949) (473) "les Aculéates n'apparaissent qu'au tertiaire, accompagnant la flore des Angiospermes" et selon BERNARD (1951a) (474), les "hyménoptères éocènes devaient déjà être très variés: l'évolution de l'ordre doit remonter, comme celle des lépidoptères, au Jurassique, période d'apparition de beaucoup d'Angiospermes".

Or, d'après PIVETEAU (1955) (475), les mammifères, dans leurs formes primitives, apparaissent pendant le secondaire, mais restent "chétifs, confinés en milieux restreints, ne manifestant aucune potentialité évolutive", alors qu'ils accusent une expansion brutale au début du tertiaire.

Remarquons que l'abeille vit normalement à une température de 35°C. Cette propriété est assez exceptionnelle dans le monde des insectes; on la rencontre chez quelques parasites de mammifères. Même chez d'autres espèces d'hyménoptères sociaux, cette température élevée est mal supportée, comme nous l'ont montré nos expériences faites avec les guêpes ouvrières (cf. 2.6.1.).

Sous l'aspect de la température interne, l'abeille se rapproche donc également des homéothermes.

o

o

o

En résumé, l'abeille présente donc un ensemble de propriétés qui la situe entre les poïkilothermes et les homéothermes. Faut-il la ranger parmi les hétérothermes?

L'abeille isolée, placée dans une chambre respiratoire, est typiquement hétérotherme. Mais normalement l'abeille vit en société. La somme des réactions individuelles rend alors possible la thermorégulation d'un espace occupé par la colonie et en particulier au niveau du couvain.

En été, la vie en société permet de supprimer, ou au moins d'atténuer les conséquences de l'hétérothermie de l'individu qui, par le concours de son activité diurne et de sa capacité de vivre à 35°C dans la colonie la nuit, maintient sa température interne pratiquement au même niveau pendant tout le nycthémère. Dans ces conditions, on peut même parler d'homéothermie de l'abeille. Celle-ci est fondée schématiquement sur deux mécanismes:

1° un mécanisme de thermorégulation chimique (production endogène de chaleur au niveau de l'individu) qui est mis en jeu essentiellement le jour .

2° un mécanisme de thermorégulation physique (absorption de chaleur exogène produite par l'ensemble de la société) qui est mis en jeu essentiellement la nuit.

Il faut encore insister sur deux autres rôles importants de la société:

a) celui de maintenir la température du couvain en été

b) celui de maintenir la colonie en état d'engourdissement en hiver. L'alternance saisonnière de la prédominance de l'un

de ces deux rôles de la société assure la survie de la colonie et sous ce rapport rappelle le comportement d'un mammifère hibernant.

3.4. CONCLUSION.

Tout au long de la discussion précédente, nous nous sommes efforcé d'analyser aussi quantitativement que possible quelques problèmes énergétiques que pose la ruche. Ce faisant, nous étions amené à simplifier des situations biologiques qui, en réalité, sont très complexes et à première vue inextricables.

Nos raisonnements peuvent être groupés en un ensemble de propositions qui rendent compte avec une bonne approximation des principaux phénomènes énergétiques de la ruche. Nous en proposons la hiérarchie suivante:

1° la chaleur produite provient des oxydations cellulaires de chaque individu.

2° le niveau élevé du métabolisme énergétique et le grand nombre des abeilles dans la ruche (où l'espace est relativement réduit) exigent une ventilation suffisante pour remplacer l'oxygène consommé et évacuer le gaz carbonique produit ainsi que la vapeur d'eau.

3° la capacité des abeilles à réagir à un abaissement de la température ambiante par une augmentation de la production de chaleur permet à la ruche de lutter contre le refroidissement et ainsi de maintenir sa température, même si la température ambiante baisse.

La ventilation est suffisante pour maintenir la concentration en oxygène de l'air de la ruche au-dessus de 15 pour 100. Dans ces conditions, le métabolisme énergétique des abeilles n'est pas réduit et, par conséquent, la puissance de chauffe du "thermostat-ruche" ne se trouve pas diminuée.

4° étant donné l'intensité métabolique élevée des abeilles, la température consigne supérieure (35°C) est facilement atteinte et la ruche est menacée d'hyperthermie. La chaleur excédentaire doit être évacuée. Le mécanisme principal de la thermolyse réside dans l'évaporation d'eau dans la ruche. La ventilation de la ruche contribue à cette régulation en assurant le renouvellement en air plus sec.

5° si la ruche n'est pas surchauffée, le degré hygrométrique de la ruche peut être maintenu du seul fait de la différence de la température extérieure et intérieure. Dans ces conditions, l'eau métabolique évaporée est évacuée par la ventilation normale de la ruche.

Ces propositions peuvent être résumées dans le diagramme de la figure 78.

Au milieu figurent les paramètres qui doivent être maintenus constants. Ce sont:

- la pression partielle d'oxygène: pO_2
- la pression partielle de gaz carbonique: pCO_2
- la température: θ
- la pression partielle de vapeur d'eau: pH_2O .

La consommation d'oxygène $\dot{V}_{O_2}$ tend à modifier à chaque instant ces quatre paramètres en:

- 1° diminuant pO_2
- 2° augmentant pCO_2
- 3° augmentant θ (thermogenèse)
- 4° augmentant pH_2O .

Les variations de ces quatre paramètres entraînent une variation de la ventilation $\dot{V}$ dont l'effet est de s'opposer aux causes qui l'ont produite; il en résulte:

- 1° une augmentation de la pO_2
- 2° une diminution de la pCO_2
- 3° une diminution de θ (thermolyse)
- 4° une diminution de pH_2O .

La consommation d'oxygène elle-même dépend de:

- 1° la température
- 2° la pCO_2
- 3° la pO_2
- 4° l'activité ventilatoire.

La pO_2 et la pCO_2 gardent normalement dans la ruche des valeurs qui n'influencent pas la consommation d'oxygène.

Ajoutons encore que la concentration du nectar (par évaporation d'eau) tend à augmenter la pression partielle de vapeur d'eau.

Cet ensemble d'actions et de rétroactions permet aux abeilles de régler, entre autres, la température d'un espace

réduit du milieu extérieur. La thermorégulation de la ruche est donc d'un type tout à fait particulier rendu possible grâce à la combinaison de trois facteurs:

- a) une intensité métabolique élevée,
- b) une réaction de thermogénèse au froid (augmentation de la production de chaleur quand la température ambiante s'abaisse),
- c) le groupement d'un grand nombre d'individus dans un espace relativement restreint.

Il est curieux de constater que la température de la ruche est fixée à un niveau tel que la température des abeilles soit comprise entre 37 et 40°C, températures qui sont celles des mammifères et des oiseaux.

Comme l'a écrit CANNON (1946) (476), "la constance du milieu intérieur est le résultat d'une longue suite d'expériences, probablement d'essais infructueux, d'erreurs, de corrections".

La thermorégulation de la ruche est peut-être une "correction" d'un essai de régulation de la température centrale d'un animal, essai qui a échoué en vertu des conséquences de la loi des tailles, le rapport surface-poids étant trop défavorable chez l'abeille isolée.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Notre travail apporte trois sortes de contributions:

- la mise au point de techniques de mesure,
- l'étude détaillée du métabolisme énergétique de l'abeille,
- une meilleure compréhension des principaux phénomènes énergétiques de la ruche, en particulier de son niveau thermique.

Les résultats biologiques ont été obtenus pour une large part en utilisant les techniques décrites.

I. CONTRIBUTIONS TECHNIQUES.

Elles sont de deux sortes:

- techniques d'enregistrement de la consommation d'oxygène de niveaux très différents;
- Technique d'enregistrement de l'activité motrice de l'abeille.

1° Techniques d'enregistrement de la consommation d'oxygène.

Les deux techniques d'enregistrement de la consommation d'oxygène (en circuit fermé) que nous décrivons dérivent de techniques déjà existantes (coulométrie et spirométrie). Les modifications que nous apportons permettent de mesurer, avec une précision sensiblement égale, des consommations d'oxygène variant au cours d'une même expérience dans un rapport très élevé (1 à 100):

a) la technique coulométrique à deux sensibilités est adaptée à la mesure précise de consommations d'oxygène de l'ordre de la dizaine de $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et du millier de $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$.

b) la technique coulo-spirométrique permet de mesurer avec précision des consommations d'oxygène de l'ordre de la centaine de $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et de la dizaine de $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}$.

Etant entièrement automatiques, elles rendent possible la réalisation d'expériences de longue durée (2-3 semaines). La durée maximum de l'expérience ne dépend que du temps pendant lequel l'animal reste en bon état physiologique.

2° Technique d'enregistrement de l'activité motrice.

La technique d'enregistrement de l'activité permet de distinguer l'activité non liée au déplacement de l'activité locomotrice, pour des insectes dont le poids est compris entre 50 et 1.000 mg. L'actographe peut être logé dans une chambre respiratoire, ce qui offre la possibilité d'enregistrer simultanément la consommation d'oxygène et l'activité.

II. RESULTATS EXPERIMENTAUX.

Dans la grande majorité des cas nos expériences durent 45 heures. Cette durée, recouvrant pratiquement deux nycthémères, permet de tenir compte du facteur nycthéneral dans l'analyse des résultats. De plus, pour diminuer les facteurs de variation dans la situation expérimentale, toutes nos expériences sont faites dans des conditions physiques d'obscurité, de

température, de pO_2 , de pCO_2 , de pH_2O , de bruits, de vibrations constantes; les dimensions géométriques de la chambre respiratoire sont adaptées au nombre d'abeilles placées en expérience; l'horaire des expériences est toujours le même.

Les techniques décrites permettent, entre autres, une analyse détaillée:

a) de l'influence de la température ambiante sur le métabolisme énergétique de l'abeille butineuse isolée et de l'abeille isolée d'hiver,

b) de l'influence du groupement des abeilles sur le métabolisme énergétique d'un individu,

c) de l'influence de la pO_2 sur le métabolisme énergétique de l'abeille butineuse.

Accessoirement, nous esquissons l'étude du métabolisme énergétique d'autres hyménoptères sociaux, en particulier celui des guêpes ouvrières isolées.

1° Aspect fondamental du rythme nycthémeral de la consommation d'oxygène de l'abeille.

Quelle que soit la modalité expérimentale, la consommation d'oxygène de l'abeille présente une variation nycthémerale caractérisée par quatre phases qui se groupent en deux catégories:

a) deux phases de longue durée pendant lesquelles la consommation d'oxygène est sensiblement constante. L'une d'elle

est diurne et le métabolisme énergétique élevé, l'autre nocturne et le métabolisme faible.

b) deux phases de courte durée formant transition entre les phases diurne et nocturne et pendant lesquelles la consommation d'oxygène passe du niveau nocturne au niveau diurne (augmentation matinale) ou vice versa (diminution vespérale).

L'alternance nycthémérale du métabolisme énergétique est liée au cycle nycthéméral de l'activité motrice de l'abeille: la nuit, l'abeille est la plupart du temps au repos alors que le jour elle se déplace presque continuellement dans la chambre respiratoire.

2° Expression du métabolisme énergétique.

L'étude de la variabilité du poids frais de l'abeille montre qu'il est illusoire, dans l'état des connaissances actuelles, de vouloir ramener la consommation d'oxygène au poids. Les différences de poids entre individus étant faibles, on peut comparer les résultats obtenus dans l'ensemble de nos expériences en exprimant le métabolisme énergétique par animal: les erreurs entraînées par cette approximation sont négligeables. L'unité choisie est le $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par animal.

3° Influence de la température ambiante.

Dans la zone de température étudiée (de 15 à 35°C), le métabolisme énergétique de l'abeille isolée, aussi bien en été qu'en hiver, évolue de manière totalement différente selon la phase du cycle nycthéméral.

D'une manière globale, pendant la phase diurne, le métabolisme énergétique augmente (réaction de thermogenèse au froid), alors que pendant la phase nocturne, le métabolisme énergétique augmente selon la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS quand la température ambiante augmente (poïkilothermie).

La réaction diurne de thermogenèse au froid s'atténue aux basses températures (15 et 20°C) au cours de la deuxième phase diurne. La pente de thermogenèse, exprimée en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ d'oxygène par degré d'abaissement de température, estimée à partir des mesures effectuées au cours de la première phase diurne, est égale en moyenne à $262 \mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par degré. Elle est pratiquement la même en été et en hiver.

Pendant les heures nocturnes, entre 25 et 35°C, le métabolisme énergétique augmente toujours avec la température selon la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS. Ce fait est en rapport avec l'état de repos dans lequel se trouve l'abeille la nuit. Aux températures inférieures (15 et 20°C), le métabolisme nocturne présente des particularités:

- en été, l'abeille est également poïkilotherme la plupart du temps, mais on observe dans quelques cas des phases de courte durée pendant lesquelles le métabolisme énergétique est très élevé.
- en hiver, par contre, il apparaît qu'à ces deux températures, l'abeille réagit au froid également pendant la nuit; cette réaction est cependant beaucoup moins marquée que le jour; de plus, elle se manifeste de façon nette seulement au cours de la première phase nocturne qui suit le début de l'expérience, alors qu'elle est très atténuée au cours de la phase nocturne suivante.

Les principales différences que l'on observe entre l'abeille butineuse et l'abeille d'hiver sont les suivantes:

a) la phase diurne est plus courte en hiver (surtout entre 20° et 30°C).

b) le niveau moyen de la consommation d'oxygène au cours de la deuxième phase diurne est un peu plus faible en hiver (également entre 20° et 30°C).

Ces deux faits entraînent une diminution du niveau moyen de l'oscillation nycthémérale de la consommation d'oxygène en hiver.

c) l'intensité métabolique est plus faible en hiver à 15° et à 20°C.

4° Situation du métabolisme énergétique de l'abeille dans la série animale.

Le métabolisme énergétique de l'abeille isolée rappelle celui des homéothermes et celui des poïkilothermes. L'abeille se rapproche ainsi:

1) des homéothermes, du fait:

a) de l'existence d'une thermogenèse de réchauffement;

b) de l'intensité métabolique élevée;

c) du niveau élevé (37-40°C) de la température interne qu'elle est capable de maintenir constante pendant un certain temps.

2) des poïkilothermes, par son métabolisme nocturne (de repos) qui obéit à la loi de VAN'T HOFF-ARRHENIUS.

3) des hétérothermes, car:

a) la température de l'abeille reste élevée pendant une partie de la journée seulement;

b) le maintien de la température élevée de l'abeille est lié à la phase d'activité du cycle nycthéral;

c) la réaction de thermogénèse au froid est labile lorsque la température ambiante s'abaisse en-dessous d'une valeur limite inférieure.

L'abeille se distingue néanmoins des hétérothermes, car:

a) isolée, elle est déjà hétérotherme à 30°C;

b) vivant en société à 35°C, elle échappe à l'hétérothermie pendant la période estivale: en effet, dans les conditions naturelles, l'amplitude du rythme nycthéral de la température de l'abeille est probablement très faible.

Par ailleurs, le cycle saisonnier de l'activité de la ruche rappelle le cycle saisonnier de la vie des mammifères hibernants. De fait, l'abeille d'hiver se rapproche des mammifères en sommeil hivernal car:

a) son intensité métabolique est semblable à celle des hibernants en sommeil.

b) les abeilles d'hiver restent la plupart du temps immobiles, ce qui réduit au minimum leur dépense énergétique. Ainsi, la colonie d'abeilles traverse une période d' "engourdissement" en hiver.

5° Influence du groupement des abeilles sur le métabolisme énergétique de l'individu.

Nos expériences sont faites à 15°C sur des groupes de 2 et de 10 abeilles. Dans nos conditions expérimentales, le niveau moyen et l'amplitude de l'oscillation nycthénérale de la consommation d'oxygène (rapportés à l'individu), ne sont pas modifiés par le groupement des abeilles. On peut noter un léger déphasage (avance de phase) du rythme nycthéméral des groupes de 10 abeilles par rapport à celui des abeilles isolées. Il n'est pas exclu que cette différence soit en rapport avec un effet de groupe.

Les expériences faites à 20°C dans des conditions expérimentales identiques montrent, qu'à cette température également, le niveau diurne du métabolisme énergétique de l'abeille en groupe de 10 est identique à celui de l'abeille isolée.

6° Influence de la diminution de la pression partielle d'oxygène sur le métabolisme énergétique de l'abeille isolée et de l'abeille en groupe.

Nos expériences sont faites à 20° et à 15°C. Quelle que soit la température, le métabolisme énergétique diurne de l'abeille isolée est réduit lorsque la concentration en oxygène atteint une valeur comprise entre 10 et 15 pour 100. La réduction des échanges respiratoires est d'autant plus accusée que la concentration en oxygène est faible. A une concentration de 2 pour 100, la consommation d'oxygène reste faible et voisine de la consommation d'oxygène minimale à la température

considérée; le rythme nycthéral disparaît presque totalement.

Pour une concentration d'oxygène donnée, la réduction du métabolisme diurne est la même chez l'abeille isolée et chez l'abeille en groupe.

La diminution de la concentration en oxygène n'affecte pratiquement pas le métabolisme nocturne.

7° Consommation d'oxygène d'autres hyménoptères sociaux.

On retrouve chez les bourdons, les guêpes, les frelons, une réaction de thermogenèse au froid liée au cycle nycthéral de la consommation d'oxygène: elle est également limitée aux heures diurnes. Chez les bourdons, la capacité de thermogenèse au froid est voisine de celle de l'abeille, alors qu'elle est un peu plus faible chez les Vespoidea.

III. Les principaux phénomènes énergétiques de la ruche à la lumière de nos résultats.

On peut estimer avec une bonne approximation le métabolisme énergétique d'une ruche, aussi bien en été qu'en hiver, à partir des mesures de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée.

Les raisonnements effectués dans la discussion générale conduisent à un ensemble de propositions qui rendent compte de façon satisfaisante des principaux phénomènes énergétiques de la ruche. Nous proposons la hiérarchie suivante:

- 1) la chaleur produite provient des oxydations cellulaires de chaque individu.

2) le niveau élevé du métabolisme énergétique et le grand nombre des abeilles dans une ruche (où l'espace est relativement réduit) exigent une ventilation suffisante pour remplacer l'oxygène consommé et évacuer le gaz carbonique produit, ainsi que la vapeur d'eau.

3) la capacité des abeilles à réagir à un abaissement de la température ambiante par une augmentation de la production de chaleur permet à la ruche de lutter contre le refroidissement, et ainsi de maintenir sa température même si la température ambiante baisse. La ventilation est suffisante pour maintenir la concentration en oxygène de l'air de la ruche au-dessus de 15 pour 100. Dans ces conditions, le métabolisme énergétique des abeilles n'est pas réduit et, par conséquent, la puissance de chauffe du "thermostat-ruche" ne se trouve pas affaiblie.

4) étant donné l'intensité métabolique élevée des abeilles, la température consigne supérieure (35°C) est facilement atteinte et la ruche est menacée de surchauffe. La chaleur excédentaire doit être évacuée. Le mécanisme principal de la thermolyse réside dans l'évaporation d'eau à l'intérieur de la ruche. La ventilation de la ruche d'une part diminue la vapeur d'eau formée, et d'autre part évacue une partie de la chaleur par convection forcée.

5) si la ruche n'est pas surchauffée, le degré hygrométrique de la ruche peut être maintenu du seul fait de la différence de la température extérieure et intérieure. Dans ces conditions, l'eau métabolique évaporée est évacuée par la ventilation normale de la ruche.

TABLEAU I. - Modalités d'application du circuit fermé à la mesure et à l'enregistrement de la consommation d'oxygène (cf.1.1.3.2.3.).

A. DETECTION VOLUMETRIQUE		
O ₂ remplacé par	Auteurs	Espèce étudiée
Apport exogène	HEUSNER (1955) HILL (1959) HEUSNER et MARK (1962) HEUSNER (1963) HEUSNER et coll. (1967) MORRISON (1947)	Rat Chaton, cobaye (250-850 g) Rat Rat Souris Petits mammifères
Apport endogène	HAYWARD et coll. (1962) BROWN (1954) (') SMITH (1955) (')	Souris (Pomme de terre, carottes, embryon de poulet Chauve-souris en hibernation
B. DETECTION MANOMETRIQUE		
Apport exogène	BRAMANTE (1959) CLINE et WATTS (1966) CHEW et coll. (1965) MORRISON (1951)	Rat Rat Souris Homéothermes de 5 à 2.000 g
Apport endogène	WERTHESSEN (1937) CAPRARO (1953) MOYAT (1957) HEUSNER et RUHLAND (1959) WINTERINGHAM (1959) WAGER et PORTER (1961) MACFADYEN (1961) SMITH (1962) FOURCHE (1964) HEUSNER et STUSSI (1964) HEUSNER et coll. (1965) HEUSNER (1967)	Petits homéothermes Souris, rat Souris Poissons de 5 à 20 g Periplaneta a., Musca domestica Pois (Platybunus triangularis, Oniscus asellus (Mesures de $\dot{V}_{O_2}$ de l'ordre du $\mu l \cdot h^{-1}$ Pupes de Drosophile (Insectes de 50 à 1.000 mg, poissons de 5 à 100 g, tortues de 3 à 40 g, grenouille (Homard de quelques mg, drosophile à tous les stades fourmi

(') Ces deux techniques ne rentrent dans aucune des catégories, car il n'y a ni apport endogène, ni apport exogène. La réserve d'oxygène de la chambre est suffisante pour couvrir les besoins de l'animal pendant plusieurs jours.

TABLEAU II. - Constante et limite de détection du respiromètre électrolytique (cf. 1.2.1.2.1.3.).

Respiromètre pour	V_r ml	V_t ml	S_r mm^2	S_t mm^2	k_3 μl
1 abeille	50	250	3,14	2.826	3,4
2 abeilles	250	250	3,14	2.826	5,6
10 abeilles	700	500	3,14	3.878	6,8

TABLEAU III. - Etalonnage du respiromètre électrolytique (cf. 1.4.2.2.4.).
 Mesures faites à $15 \pm 0,01^\circ\text{C}$
 Cellule à électrolyse comprenant CuSO_4 , CuO , FeSO_4

Intensité du courant mA	Longueur de l'électrode de platine mm	Diamètre de l'électrode de platine mm	Densité du courant anodique A/cm^2	Différence Δ en pour 100 entre la valeur mesurée et la valeur théorique rapportée à la valeur théorique Intervalle de confiance calculé à $p = 0,05$
150	40	0,5	0,118	$-2,25 \leq \Delta \leq -1,51$ (n = 13)
20	40	0,5	0,0158	$-10,25 \leq \Delta \leq -9,79$ (n = 14)
20	11	0,5	0,0566	$-3,54 \leq \Delta \leq -2,28$ (n = 10)
20	7	0,5	0,0878	$-1,05 \leq \Delta \leq -0,47$ (n = 7)

TABLEAU IV. - Résumé des diverses modalités expérimentales.

Température °C	Concentration en O ₂ de la phase gazeuse de la chambre respiratoire % O ₂	Nombre d'individus placés dans la chambre respiratoire	Mois	Genre d'abeille
15, 20, 25, 30, 35	21	1	15 Mai-15 Juin	Butineuse
35	21	1	27-31 Juillet	Butineuse
15, 20, 25, 30, 35	21	1	Déc.-Janv.	Abeille d'hiver
20	2, 5, 10, 15, 21	1	Mai	Butineuse
15	21	1, 2, 10	Juin-Sept.	Butineuse
20	21	10	Mai	Butineuse
15	10	1, 10	Septembre	Butineuse
15	6 à 7,5	10	Septembre	Butineuse
15, 20, 25, 30	21	1	15 Sept.-15 Oct.	Guêpe ouvrière

TABLEAU V. - Nomenclature des phases du rythme nycthémeral (cf. 2.2.3.)

nycthémer Phase	1	2	3	Caractéristique du métabolisme énergétique
Intermédiaire ND	-	$N_1 D_2$	$N_2 D_3$	augmentation
Diurne	D_1	D_2	-	$\sim$ constant (niveau élevé)
Intermédiaire DN	$D_1 N_1$	$D_2 N_2$	-	diminution
Nocturne	N_1	N_2	-	$\sim$ constant (niveau faible)

TABLEAU VI. - Durée (en heures) du cycle nycthéméral de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée (cf. 2.3.2.2.) et de l'abeille isolée d'hiver (cf. 2.4.2.2.) en fonction de la température ambiante.

Température °C	τ_1 (Cycle nycthéméral A-B)			τ_2 (Cycle nycthéméral C-D)		
	Abeille butineuse		Abeille d'hiver	Abeille butineuse		Abeille d'hiver
	m	s	m	s	m	s
15	22,1	2,7	23,9	2,3 ⁽¹⁾	23,5	21,5
20	20,2	3,6	21,8	1,7 ⁽¹⁾	23,8	24,6
25	21,5	2,9	21,4	2,2	24,6	23,0
30	22,2	1,5	21,3	1,9	24,2	23,7
35	24,3	2,8	-	-	24,4	-
						2,7
						1,4 ⁽¹⁾
						1,3
						1,2
						-

(1) N = 3

(2) N = 4 (Ecart-type non calculé: voir détail dans 2.3.2.2.)

(3) N = 5

Pour les autres groupes de valeurs, N = 6

TABLEAU VII. - Durée (en heures) des phases du cycle nycthéméral de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée en fonction de la température ambiante (cf. 2.3.2.3.)

Température °C	D ₁ ⁽¹⁾		D ₁ N ₁		N ₁		N ₁ D ₂		D ₂		D ₂ N ₂		N ₂	
	m	s	m	s	m	s	m	s	m	s	m	s	m	s
15	6,7	1,8	2,2	2,1	10,5	2,0	1,2	1,9	8,2	3,3	3,0	2,4	11,1	(2)
20	8,3	1,9	4,4	2,9	6,8	2,5	2,1	1,6	6,7	2,4	4,0	3,2	11,0	2,9
25	7,1	1,7	1,7	1,5	10,0	2,8	0,13	0,15	10,1	1,6	1,1	1,1	13,3	1,5
30	7,4	2,4	2,3	2,0	8,8	3,7	0,34	0,44	11,3	2,2	1,3	1,5	11,3	1,8
35	6,5	2,3	2,7	2,3	9,8	2,5	3,0	2,1	8,7	1,9	3,7	2,9	9,0	2,2 ⁽³⁾

(1) Durée comptée à partir du début des mesures, c'est-à-dire 12 heures, heure locale

(2) N = 4 (Ecart-type non calculé: voir détail dans § 2.3.2.3.)

(3) N = 5

Pour les autres groupes de valeurs, N = 6.

TABIEAU VIII. - Consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) au cours des phases diurnes en été (butineuse) (cf. 2.3.3.1.) et en hiver (2.4.3.1.) en fonction de la température ambiante.

Température °C	E T É				H I V E R			
	Phase D ₁		Phase D ₂		Phase D ₁		Phase D ₂	
	m	s	m	s	m	s	m	s
15	6.107	544	3.127	1.827	4.766	823 ⁽²⁾	3.325	1.207 ⁽²⁾
20	5.279	853	3.742	734	4.738	1.095 ⁽³⁾	3.076	1.176 ⁽³⁾
25	3.823	275	3.785	442	3.094	734	2.516	1.147
30	2.761	398	2.701	331	2.401	314	1.536	690
35	{ 979	282	1.257	410	424	180	619	357
	{ 556	134 ⁽¹⁾	507	135 ⁽¹⁾				

(1) Valeurs mesurées entre le 27.7. et le 31.7.66

(2) N = 8

(3) N = 7

Pour les autres groupes de valeurs N = 6

TABLEAU IX. - Analyse de la consommation d'oxygène nocturne ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) de l'abeille butineuse isolée en fonction de la température ambiante (cf. 2.3.3.2.)

Température °C	Phase nocturne N ₁				Phase nocturne N ₂				$\dot{V}O_2$ minimum	
	$\dot{V}O_2$ (N ₁) toute la phase		$\dot{V}O_2$ (N ₁) niveau nocturne faible		$\dot{V}O_2$ (N ₂) toute la phase		$\dot{V}O_2$ (N ₂) niveau nocturne faible			
	m	s	m	s	m	s	m	s		
15	292	337	89,9	10,1 ⁽¹⁾	88,5	23,0	-	-	63,0	3,0
20	153	120	110	32,2 ⁽¹⁾	153	180	88,8	24,0	74,2	16,7
25	132	30,3 ⁽¹⁾	-	-	118	31,9	-	-	102	27,3
30	230	134	184	76,0	148	42,0	-	-	135	34,0
35	316	157	-	-	237	62,0	-	-	194	26,2

(1) Valeurs corrigées par rapport aux valeurs publiées dans KAYSER et HEUSNER, 1967.
En effet, au début de nos recherches, nous avons travaillé avec l'appareil coulométrique à deux sensibilités en utilisant la même électrode de platine pour les deux intensités de courant utilisées (cf. 1.4.2.2.4.).

N = 6 pour tous les groupes de valeurs.

TABLEAU X. - Consommation d'oxygène moyenne ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) de butineuse isolée au cours des phases intermédiaires en fonction de la température ambiante (cf. 2.3.3.3.)

Température °C	Phase D_1N_1		Phase N_1D_2		Phase D_2N_2	
	m	s	m	s	m	s
15	2.270	1.074	798	266	920	749
20	1.738	624	1.547	604	1.096	424
25	1.222	449	487	485	854	414
30	1.089	652	327	327	873	446
35	463	242	657	275	492	264

N = 6 pour tous les groupes de valeurs.

TABLEAU XI.-Variations de l'amplitude absolue (AA, $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) et de l'amplitude relative (AR, en pour 100) du rythme nycthéral de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée en fonction de la température ambiante et du temps (cf. 2.3.4.1.)

Température °C	1er Nycthémera						2ème Nycthémera					
	AA			AR			AA			AR		
	m	s		m	s		m	s		m	s	
15	6.016	546		6.662	1.010		3.038	1.833		3.691	2.384	
20	5.168	833		4.866	1.204		3.653	735		4.354	1.468	
25	3.689	272		2.932	798		3.667	448		3.295	922	
30	2.577	445		1.634	742		2.553	330		1.831	526	
35	662	318		264	194		1.019	457		498	382	

N = 6 pour tous les groupes de valeurs.

TABLEAU XII. - Valeurs moyennes de la consommation d'oxygène ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) mesurées par PARHON (1909) sur des groupes de 200 à 500 abeilles environ (cf. 2.3.4.3. et 2.5.4.2.2.3.).

Température °C	PRINTEMPS	ETE	AUTOMNE	HIVER
10	1.858,7	2.162,0	569,7	866,0
20	2.975,4	1.733,6	2.479,5	2.254,9
32	1.489,4	1.172,1	1.656,1	1.293,4
35	552,8	540,3	571,9	564,5

Les valeurs originales de PARHON (1909) sont exprimées en $\text{ml}\cdot\text{kg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$. Nous admettons qu'une abeille pèse en moyenne 100 mg pour convertir ses valeurs dans notre unité habituelle ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille).

TABLEAU XIII. - Facteurs de transformation des données originales de la littérature en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ d'oxygène et par abeille (cf. 2.3.4.3.1. et 2.5.4.2.2.3.)

Auteurs	Unité originale	Facteur de transformation
PARHON (1909)	$\dot{V}_{\text{O}_2}$ $\text{ml}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{kg}^{-1}$	0,1 pour des abeilles de 100 mg
TAUCHERT (1930)	$\dot{V}_{\text{O}_2}$ $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille	1.429
KOSMIN et coll.(1932)	$\dot{V}_{\text{O}_2}$ $\mu\text{l}\cdot\text{mn}^{-1}$ par abeille	60
JONGBLOED et WIERGMA (1935)	$\dot{V}_{\text{CO}_2}$ $\mu\text{l}\cdot\text{mn}^{-1}$ par abeille	60 pour un Q.R. de 1,0 (glucides)
- - - - -	- - - - -	- - - - -
SOTAVALTA (1954)	Quantité de sucre oxydé $\text{mg}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille	800 1 mg de sucre $\rightarrow$ 4 cal 1 cal $\rightarrow$ 200 μl O_2 pour un coefficient thermique de 5 Kcal/l (glucides)
- - - - -	- - - - -	- - - - -
FREE et SPENCER-BGOTH (1958)	Consommation de sirop de sucre μl par jour et par abeille	301,26 Pour 2 parts de sucre et une part d'eau (en poids) 1 μl de sirop pèse 1,3378 mg 1 mg de sirop contient 0,6756 mg de sucre
- - - - -	- - - - -	- - - - -
ROTH (1964, 1965)	Production de chaleur $\text{cal}\cdot\text{mn}^{-1}$ par abeille	12.000 1 cal $\rightarrow$ 200 μl O_2

TABLEAU XIV. - Durée (en heures) des phases du cycle nycthémal de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée d'hiver en fonction de la température ambiante (cf. 2.4.2.3.).

Phase Température °C	D ₁ ⁽¹⁾		D ₁ N ₁		N ₁		N ₁ D ₂		D ₂		D ₂ N ₂		N ₂	
	m	s	m	s	m	s	m	s	m	s	m	s	m	s
15 ⁽²⁾	4,7	0,9	3,3	2,0	11,5	4,0	1,3	1,4	6,6	1,4	5,1	3,5	9,3	2,8
20 ⁽²⁾	4,0	1,9	1,2	0,9	12,3	2,5	0,8	0,9	6,8	2,2	1,2	1,1	16,0	3,6
25	4,6	3,1	2,1	1,7	12,0	4,2	1,4	1,3	6,3	2,8	1,1	1,1	13,8	4,3
30	5,0	2,7	3,4	2,0	10,0	2,1	2,2	0,9	6,8	3,6	0,5	0,3	13,7	3,4

(1) Durée comptée à partir du début des mesures, c'est-à-dire 12 heures, heure locale.

(2) N = 8

Aux autres températures, les groupes comportent 6 valeurs.

TABLEAU XV. - Analyse de la consommation d'oxygène nocturne ($\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) de l'abeille isolée d'hiver en fonction de la température ambiante (cf. 2.4.3.2.)

Température °C	$\overline{\dot{V}_{O_2}}$		Phase nocturne N ₁		$\overline{\dot{V}_{O_2}}$		Phase nocturne N ₂		$\dot{V}_{O_2}$ minimum		N ⁽¹⁾
	m	s	m	s	m	s	m	s			
15	481	131	215	124	35,9	10,8					8
20	369	267	103	24,8	44,3	4,4					7
25	161	50,4	170	111	85,8	14,9					6
30	184	60,0	157	20,5	125	16,5					6
35	249	51,0	328	72,0	198	15,9					6

(1) N = Nombre d'expériences = nombre de valeurs

TABLEAU XVI. - Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne (en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ par abeille) de l'abeille au cours de 24 heures d'expérience en été et en hiver (cf. 2.4.4.1.)
Nythémère choisi: de 0⁰⁰ en phase N₁ à 0⁰⁰ en phase N₂

Température °C	E T E Mai-Juin			H I V E R Ruche Expérimentale			H I V E R Ruche Jardin	
	m	s	N	m	s	N	m	N
15	1.447	386	6	1.178	330	6	-	-
20	1.358	337	6	1.004	372	6	891	4
25	1.885	301	6	821	360	6	718	4
30	1.451	272	6	527	144	6	664	5
35	792 442	201 150	6 6(1)	405	117	6	389	3

(1) Valeurs mesurées entre le 27.7. et le 31.7.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282	283	284	285	286	287	288	289	290	291	292	293	294	295	296	297	298	299	300	301	302	303	304	305	306	307	308	309	310	311	312	313	314	315	316	317	318	319	320	321	322	323	324	325	326	327	328	329	330	331	332	333	334	335	336	337	338	339	340	341	342	343	344	345	346	347	348	349	350	351	352	353	354	355	356	357	358	359	360	361	362	363	364	365	366	367	368	369	370	371	372	373	374	375	376	377	378	379	380	381	382	383	384	385	386	387	388	389	390	391	392	393	394	395	396	397	398	399	400	401	402	403	404	405	406	407	408	409	410	411	412	413	414	415	416	417	418	419	420	421	422	423	424	425	426	427	428	429	430	431	432	433	434	435	436	437	438	439	440	441	442	443	444	445	446	447	448	449	450	451	452	453	454	455	456	457	458	459	460	461	462	463	464	465	466	467	468	469	470	471	472	473	474	475	476	477	478	479	480	481	482	483	484	485	486	487	488	489	490	491	492	493	494	495	496	497	498	499	500	501	502	503	504	505	506	507	508	509	510	511	512	513	514	515	516	517	518	519	520	521	522	523	524	525	526	527	528	529	530	531	532	533	534	535	536	537	538	539	540	541	542	543	544	545	546	547	548	549	550	551	552	553	554	555	556	557	558	559	560	561	562	563	564	565	566	567	568	569	570	571	572	573	574	575	576	577	578	579	580	581	582	583	584	585	586	587	588	589	590	591	592	593	594	595	596	597	598	599	600	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610	611	612	613	614	615	616	617	618	619	620	621	622	623	624	625	626	627	628	629	630	631	632	633	634	635	636	637	638	639	640	641	642	643	644	645	646	647	648	649	650	651	652	653	654	655	656	657	658	659	660	661	662	663	664	665	666	667	668	669	670	671	672	673	674	675	676	677	678	679	680	681	682	683	684	685	686	687	688	689	690	691	692	693	694	695	696	697	698	699	700	701	702	703	704	705	706	707	708	709	710	711	712	713	714	715	716	717	718	719	720	721	722	723	724	725	726	727	728	729	730	731	732	733	734	735	736	737	738	739	740	741	742	743	744	745	746	747	748	749	750	751	752	753	754	755	756	757	758	759	760	761	762	763	764	765	766	767	768	769	770	771	772	773	774	775	776	777	778	779	780	781	782	783	784	785	786	787	788	789	790	791	792	793	794	795	796	797	798	799	800	801	802	803	804	805	806	807	808	809	810	811	812	813	814	815	816	817	818	819	820	821	822	823	824	825	826	827	828	829	830	831	832	833	834	835	836	837	838	839	840	841	842	843	844	845	846	847	848	849	850	851	852	853	854	855	856	857	858	859	860	861	862	863	864	865	866	867	868	869	870	871	872	873	874	875	876	877	878	879	880	881	882	883	884	885	886	887	888	889	890	891	892	893	894	895	896	897	898	899	900	901	902	903	904	905	906	907	908	909	910	911	912	913	914	915	916	917	918	919	920	921	922	923	924	925	926	927	928	929	930	931	932	933	934	935	936	937	938	939	940	941	942	943	944	945	946	947	948	949	950	951	952	953	954	955	956	957	958	959	960	961	962	963	964	965	966	967	968	969	970	971	972	973	974	975	976	977	978	979	980	981	982	983	984	985	986	987	988	989	990	991	992	993	994	995	996	997	998	999	1000	1001	1002	1003	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1010	1011	1012	1013	1014	1015	1016	1017	1018	1019	1020	1021	1022	1023	1024	1025	1026	1027	1028	1029	1030	1031	1032	1033	1034	1035	1036	1037	1038	1039	1040	1041	1042	1043	1044	1045	1046	1047	1048	1049	1050	1051	1052	1053	1054	1055	1056	1057	1058	1059	1060	1061	1062	1063	1064	1065	1066	1067	1068	1069	1070	1071	1072	1073	1074	1075	1076	1077	1078	1079	1080	1081	1082	1083	1084	1085	1086	1087	1088	1089	1090	1091	1092	1093	1094	1095	1096	1097	1098	1099	1100	1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	1113	1114	1115	1116	1117	1118	1119	1120	1121	1122	1123	1124	1125	1126	1127	1128	1129	1130	1131	1132	1133	1134	1135	1136	1137	1138	1139	1140	1141	1142	1143	1144	1145	1146	1147	1148	1149	1150	1151	1152	1153	1154	1155	1156	1157	1158	1159	1160	1161	1162	1163	1164	1165	1166	1167	1168	1169	1170	1171	1172	1173	1174	1175	1176	1177	1178	1179	1180	1181	1182	1183	1184	1185	1186	1187	1188	1189	1190	1191	1192	1193	1194	1195	1196	1197	1198	1199	1200	1201	1202	1203	1204	1205	1206	1207	1208	1209	1210	1211	1212	1213	1214	1215	1216	1217	1218	1219	1220	1221	1222	1223	1224	1225	1226	1227	1228	1229	1230	1231	1232	1233	1234	1235	1236	1237	1238	1239	1240	1241	1242	1243	1244	1245	1246	1247	1248	1249	1250	1251	1252	1253	1254	1255	1256	1257	1258	1259	1260	1261	1262	1263	1264	1265	1266	1267	1268	1269	1270	1271	1272	1273	1274	1275	1276	1277	1278	1279	1280	1281	1282	1283	1284	1285	1286	1287	1288	1289	1290	1291	1292	1293	1294	1295	1296	1297	1298	1299	1300	1301	1302	1303	1304	1305	1306	1307	1308	1309	1310	1311	1312	1313	1314	1315	1316	1317	1318	1319	1320	1321	1322	1323	1324	1325	1326	1327	1328	1329	1330	1331	1332	1333	1334	1335	1336	1337	1338	1339	1340	1341	1342	1343	1344	1345	1346	1347	1348	1349	1350	1351	1352	1353	1354	1355	1356	1357	1358	1359	1360	1361	1362	1363	1364	1365	1366	1367	1368	1369	1370	1371	1372	1373	1374	1375	1376	1377	1378	1379	1380	1381	1382	1383	1384	1385	1386	1387	1388	1389	1390	1391	1392	1393	1394	1395	1396	1397	1398	1399	1400	1401	1402	1403	1404	1405	1406	1407	1408	1409	1410	1411	1412	1413	1414	1415	1416	1417	1418	1419	1420	1421	1422	1423	1424	1425	1426	1427	1428	1429	1430	1431	1432	1433	1434	1435	1436	1437	1438	1439	1440	1441	1442	1443	1444	1445	1446	1447	1448	1449	1450	1451	1452	1453	1454	1455	1456	1457	1458	1459	1460	1461	1462	1463	1464	1465	1466	1467	1468	1469	1470	1471	1472	1473	1474	1475	1476	1477	1478	1479	1480	1481	1482	1483	1484	1485	1486	1487	1488	1489	1490	1491	1492	1493	1494	1495	14
---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	----

TABLEAU XVII. - Poids frais des abeilles (en mg) au début et à la fin de l'expérience.

Température °C	E T E				H I V E R			
	Poids initial		Poids final		Poids initial		Poids final	
	m	s	m	s	m	s	m	s
15	89,0	7,9 ⁽¹⁾	130,5	12,7	116,4	30,0	130,8	16,0
20	85,6	5,9	115,2	22,8	114,3	8,9	133,7	16,9
25	86,3	13,7	134,2	19,4	96,9	7,2	133,7	16,9
30	83,9	8,4	127,5	12,3	114,0	18,4	135,9	12,8
35	92,1	11,7	142,6	16,2	108,2	14,4	129,1	24,0

(1) N = 6 pour tous les groupes de valeurs.

TABLEAU XVIII. - Variations du poids sec, de l'azote total et du poids frais des abeilles (cf. 2.4.4.2.).

Lieu de capture →	Trou d'envol			Dans la ruche			F _{EG}	Différence en pour 100 par rapport à la moyenne des deux valeurs
	m	s	N	m	s	N		
Poids sec (DE GROOT)	20,8	0,7	10	22,3	1,0	10	14,6 ^{**}	6,5
Azote total (DE GROOT)	2,54	0,05	10	2,65	0,07	10	20,2 ^{**}	4,3
Poids frais (nos valeurs)	90,2	12,2	10	107,7	10,8	10	11,6 ^{**}	17,7



TABLEAU XIX. - Consommation d'oxygène moyenne de l'abeille à 15°C au cours de 45 heures d'expérience en fonction du nombre d'abeilles placées dans la chambre respiratoire (cf. 2.5.3.2.1.).

Série expérimentale	Nombre d'abeilles dans la chambre respiratoire	Poids frais initial en mg		$\dot{V}O_2$ $\mu l \cdot h^{-1}$ par abeille		Nombre d'expériences	Comparaison statistique
		m	s	m	s		
A	1	37,4	7,3	1.767	421	10	A v. B: 0,88 (N.S.) A v. C: 0,65 (N.S.)
B	2	81,0	4,0	1.972	212	8	
C	10	79,3	2,3	1.929	213	7	

TABLEAU XX. - Comparaison statistique, à l'aide du test t de la différence de moyennes, de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée (série A) et de l'abeille en groupe de 2 (série B) et de 10 (série C) (cf. 2.5.3.2.2.).

Comparaison entre les séries A et B		Comparaison entre les séries A et C	
Heure locale	t	Heure locale	t
1er jour	1,04 N.S.	1er jour	1,61 N.S.
12 - 13	1,15 "	21 - 22	1,24 "
13 - 14	1,05 "	22 - 23 (1)	
14 - 15	1,59 "	2ème jour	2,04 "
15 - 16	0,52 "	5 - 6 (1)	1,73 "
21 - 22	0,79 "	6 - 7	2,30 *
2ème jour	1,18 "	7 - 8 (1)	2,52 *
5 - 6 (1)	0,32 "	9 - 10	2,13 *
15 - 16 (1)	0,55 "	15 - 16	0,67 N.S.
22 - 23		17 - 18	
3ème jour		3ème jour	1,39 "
7 - 8		7 - 8 (1)	
Toute l'expérience	0,88 "	Toute l'expérience	0,65 "

(1) à l'extérieur des limites de confiance de m_A calculées à $p = 0,01$

THE HISTORY OF THE

THE HISTORY OF THE		THE HISTORY OF THE		THE HISTORY OF THE	
THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE
THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE
THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE	THE HISTORY OF THE

THE HISTORY OF THE

TABLEAU XXI. - Comparaison de la consommation d'oxygène ($\mu\text{l.h}^{-1}$ par abeille) de l'abeille butineuse en groupe de 10, à 20°C, à la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée, à la même température (cf. 2.5.3.2.2.).

	$\dot{V}\text{O}_2$ ($\mu\text{l.h}^{-1}$ par abeille)			
	12 à 13 h (1er jour)	13 à 14 h (1er jour)	Phase D ₁	Phase D ₂
A. GROUPES DE 10 ABEILLES				
Expérience No 1	5.017	4.915	4.992	3.614
" No 2	5.185	5.429	5.082	3.106
" No 3	5.211	5.028	4.827	3.692
Moyenne des 3 expériences	5.137	5.124	4.967	3.470
B. ABEILLE ISOLEE				
Moyenne des 6 expériences	5.550	5.613	5.279	3.742
Limites de l'intervalle de confiance calculées à $p = 0,05$:				
Limite inférieure	4.617	4.467	4.385	2.971
Limite supérieure	6.482	6.759	6.173	4.513

Nature des abeilles :

- groupe No 1 : abeilles chargées de pollen
 " No 2 : abeilles volant vers la ruche non chargée de pollen
 " No 3 : 3 abeilles chargées de pollen, 3 abeilles volant vers la ruche non chargées de pollen, 4 abeilles prélevées au hasard au trou d'envol.

TABEAU XXII. - Influence de la concentration en oxygène sur la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée à 20°C (cf. 2.5.4.2.2.2.).

Concentration en oxygène de l'air de la chambre respiratoire	D ₁		D ₂		N ₁		N ₂		Toute l'expérience (45 heures)	
	m	s	m	s	m	s	m	s	m	s
21	5.279	853	3.742	734	153	30,3	153	180,0	1.358	338
15	4.818	919	3.872	572	160	64,0	122	65,0	1.462	472
10	2.844	370	2.567	502	120	66,6	150	94,0	1.294	284
5	939	325	1.004	233	113	60,8	106	37,0	556	203
2	336	85,6 ⁽⁴⁾	230	74,8 ⁽²⁾	94	39 ⁽¹⁾	134 ⁽⁵⁾	-	190	40,5

(1) N = 5

(2) N = 4

(3) N = 3

N = 6 pour les autres groupes de valeurs.

1900

TABLEAU XXIII. - Consommation d'oxygène diurne et nocturne de la guêpe ouvrière isolée en fonction de la température (cf. 2.6.1.)

Température °C	N ⁽¹⁾	Poids frais initial		Phase D ₁			Phase D ₂			Phase N ₁			Phase N ₂		
		m	s	LT ⁽²⁾	m	s	LT	m	s	LT	m	s	LT	m	s
15	6	100,8	26,4	12-15	4.696	725	6-15	3.320	1.899	22-3	213	164	18-0	166	123
20	7	122,4	31,6	12-15	3.678	1.784	6-15	2.233	1.305	22-2	753	638	20-1	706	404
25	8	110,0	15,0	12-18	1.891	1.132	7-19	1.088	549	22-5	665	390	22-3	436	194
30	6	127,9	20,6	12-20	1.000	350	6-20	927	317	22-6	753	278	22-2	419	221

(1) Nombre d'expériences = nombre de valeurs

(2) Limites temporelles des phases (heure locale).

TABLEAU XXIV. - Estimation, à partir de nos mesures de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée à 35°C du nombre d'abeilles N nécessaire pour maintenir la température de la ruche à 35°C lorsque la température extérieure est de 15°C.

	Phases du cycle nycthémeral			
	Phase D ₁	Phase D ₂	Phase N ₁	Phase N ₂
$\dot{V}_{O_2}$ moyen de l'abeille isolée à 35°C ($\mu l \cdot h^{-1}$)	979	1.257	316	237
Estimation du nombre d'abeilles N	12.665	9.856	39.208	54.581

1

TABLEAU XXV. - Consommation mensuelle de miel M (exprimée en grammes)
de ruches d'abeilles en hiver.

Mois	Centre d'observation			
	Haguenau	Sélestat	Munster	Allemagne (ZANDER, 1944)
Novembre	750	1.000	660	721
Décembre	725	1.100	680	721
Janvier	975	1.200	1.000	900
Février	1.370	1.160	1.030	1.194
Mars	2.300	1.600	1.900	1.957

TABLEAU XXVI. - Consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe hivernale, exprimée en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$, calculée d'après les mesures effectuées sur la grappe entière.

	Effectif de la colonie	$\dot{V}_{O_2}$ en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et par abeille	Auteurs
<u>A. Consommation de miel</u>			
660 g par mois (Munster)	15.000 ⁽⁴⁾	23,0	) Alsace) entre) 1962-1966)
660 g " " "	20.000	27,0	
1.000 g " " (Sélestat)	15.000	54,4	
1.000 g " " "	20.000	40,8	
721 g " " (ZANDER)	15.000	39,2	) Allemagne) entre 1913-1920
721 g " " "	20.000	29,4	
(1) 0,0205 once ⁽²⁾ par once ⁽²⁾ d'abeille et par jour	-	51,3	CORKINS (1930)
0,0190 " " "	-	47,5	" "
0,0150 " " "	-	37,5	" "
<u>B. Consommation d'oxygène</u>			
(3) 13,84 l par jour	9.635	59,9	MILNER et DEMUTH (1921)
<u>C. Production de gaz carbonique</u>			
0,829 l·h ⁻¹	15.000	55,3	REIDENBACH (1919)
(3) 12,29 l par jour	9.635	56,2	MILNER et DEMUTH (1921)

(1) Moyenne du mois de décembre pour trois ruches différentes.

(2) Devant l'imprécision de la nature de l'once employée par CORKINS, nous admettons qu'une once = 30 grammes et qu'une abeille pèse 100 mg.

(3) Moyenne de 10 jours de mesures en décembre.

(4) Estimation extrême de l'effectif d'une même colonie.

TABLEAU XXVII. - Estimation théorique de la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe hivernale.

No de la zone de la grappe	V	θ °C	ρ abeilles par ml	$\overline{\dot{V}O_2}$ $\mu l \cdot h^{-1}$	$m = \rho \cdot V$	$m \cdot \overline{\dot{V}O_2}$ $\mu l \cdot h^{-1}$
1	1.665	10	4 à 5	23,4	6.600 à 8.326	154.440 à 194.828
2	1.138	15	4 à 5	35,9	4.552 à 5.690	163.416 à 204.271
3	711	20	3 à 4	44,3	2.133 à 2.844	94.492 à 125.989
4	384	25	2 à 3	85,8	768 à 1.152	65.894 à 98.842
5	158	30	1 à 2	717	158 à 316	113.286 à 226.572
6	33	35	1	386	33	12.738

Consommation d'oxygène totale ($\mu l \cdot h^{-1}$) 604.266 à 863.240

Effectif N de la grappe 14.304 à 18.361

Estimation théorique de la consommation d'oxygène moyenne
d'une abeille de la grappe ($\mu l \cdot h^{-1}$) 42,2 à 47,0

TABLEAU XXVIII. - Estimation de la conductance thermique globale de l'abeille.

Saison	θ_1 °C	θ_2 °C	$\dot{V}_{O_2} (\theta_1)$ $\mu l \cdot h^{-1}$	$\dot{V}_{O_2} (\theta_2)$ $\mu l \cdot h^{-1}$	K $\mu l \cdot h^{-1}$ par degré
ETE	20	30	5.279	2.761	252
	20	35	5.279	979	286
	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -
HIVER	20	30	4.738	2.401	233
	20	35	4.738	537	280

TABLEAU XXIX. - Estimation de la température interne de l'abeille au cours de la phase D₁ en fonction de la température ambiante en été et en hiver.

θ_e °C	E T E		H I V E R		Différence de θ_i été-hiver
	$\dot{V}_{O_2}$ $\mu l \cdot h^{-1}$	θ_i °C	$\dot{V}_{O_2}$ $\mu l \cdot h^{-1}$	θ_i °C	
15	6.107	38,4	4.766	33,2	5,2
20	5.279	40,2	4.738	38,1	2,1
25	3.823	39,6	3.094	36,8	2,8
30	2.761	40,5	2.401	39,2	1,3
35	979	38,7	537	37,2	1,5
Moyenne		39,48		37,12	2,58
Ecart-type		0,91		2,26	1,57
N		5		5	5

Analyse de variance:

Comparaison été-hiver 15 à 35°C $F_{EG} = 5,7^*$, $k = 2$, $N = 10$

20 à 35°C $F_{EG} = 8,3^*$, $k = 2$, $N = 8$

TABLEAU XXX. - Consommation d'oxygène horaire la plus faible enregistrée à 25°C chez différentes espèces d'insectes (expériences de 24 à 48 heures).

Espèce	Poids en mg	$\dot{V}_{O_2}$ $\mu l \cdot h^{-1}$	Symbole sur la figure
<u>Apis mellifera</u>	86,3	132	o
ouvrière		102	
<u>Bombus lapidarius</u>			x
ouvrière	145	190	
femelle fondatrice	337	471	
<u>Bombus pratorum</u>			x
ouvrière	131	193	
	140	235	
	161	276	
femelle fondatrice	337	380	
<u>Vespula germanica</u>			■
ouvrière	93	161	
	92	214	
	100	213	
	105	228	
	110	160	
<u>Calliphora erythrocephala</u>	52	90	▽
	59	90,5	

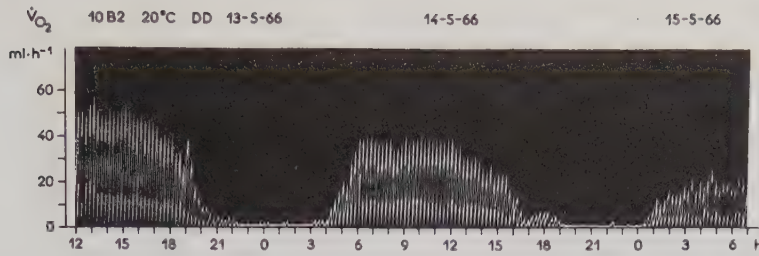


Fig. 1 - Enregistrement original de la consommation d'oxygène d'un groupe de 10 abeilles butineuses à 20°C à l'aide de la technique spirométrique automatique de HEUSNER (1963).
Une mesure tous les 1/4 d'heure.

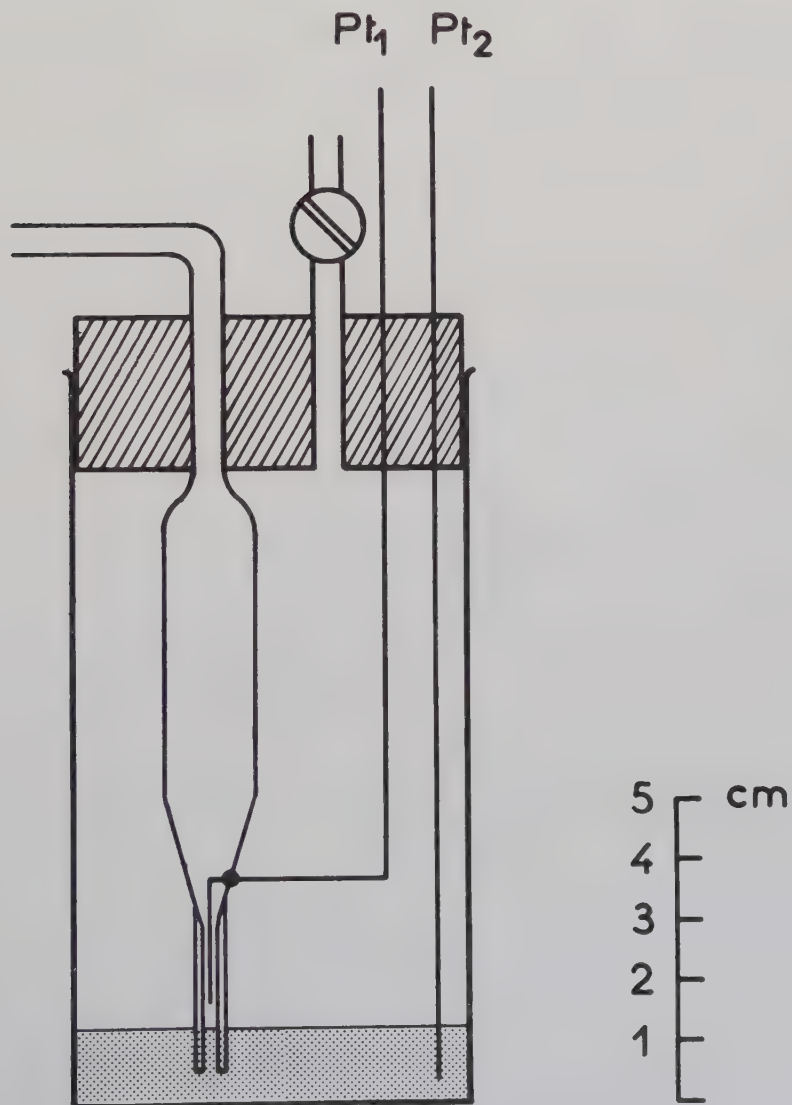


Fig. 2 - Manomètre et thermobaromètre.

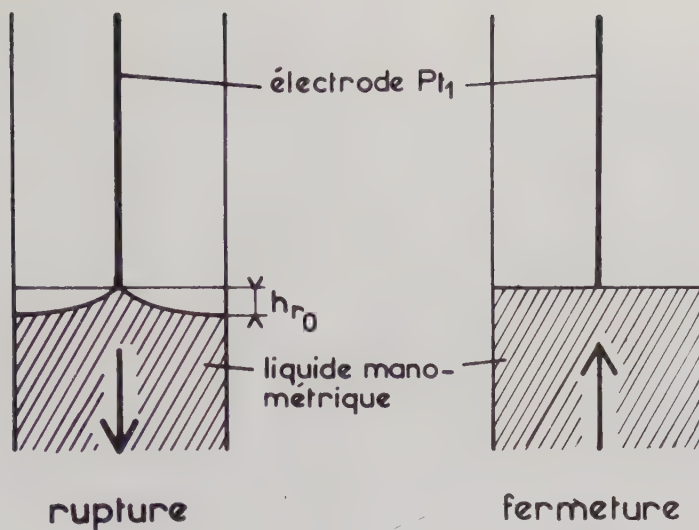


Fig. 3 - Déformation du ménisque du liquide manométrique sous l'électrode Pt_1

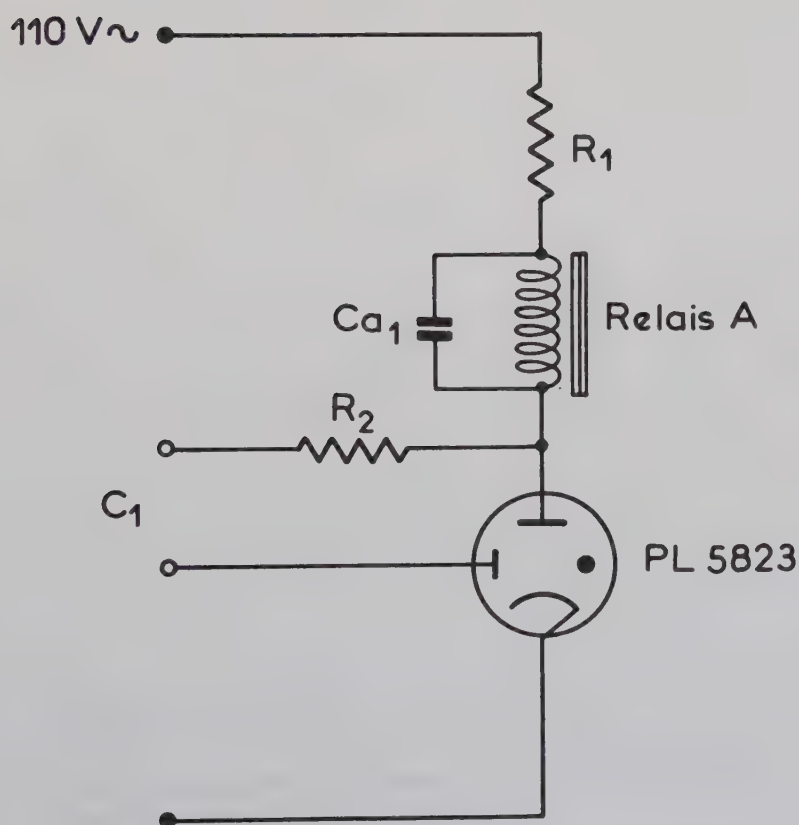


Fig. 4 - Circuit électronique de la détection.
Relais A (Siemens, 1.250 ohms)
 $R_1 = 1.250$ ohms; $R_2 = 2,2$ Mohms.

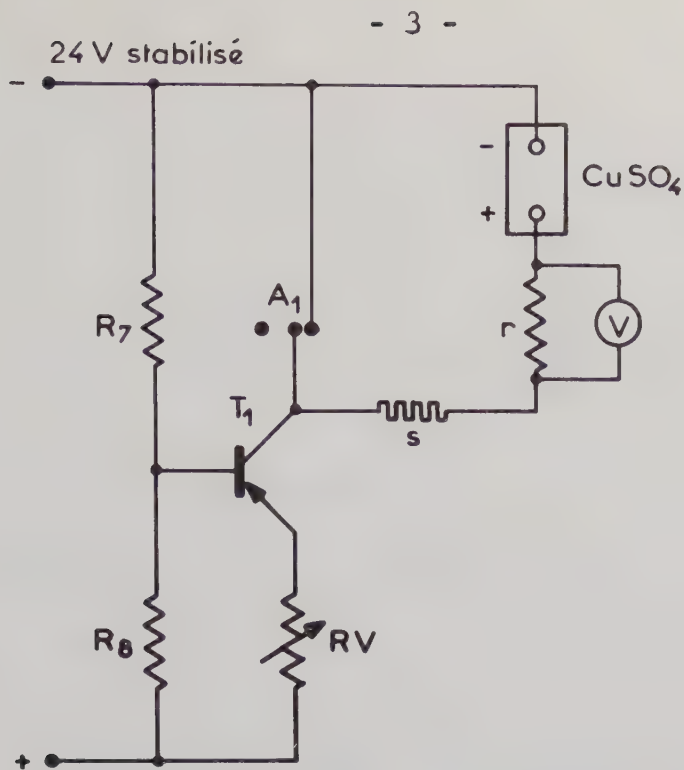


Fig. 5 - Circuit électronique de stabilisation de l'intensité du courant d'électrolyse.
 $T_1 = OC26$; $R_7 = 350$ ohms ; $R_8 = 56$ ohms.
 s = shunt de l'ampèremètre

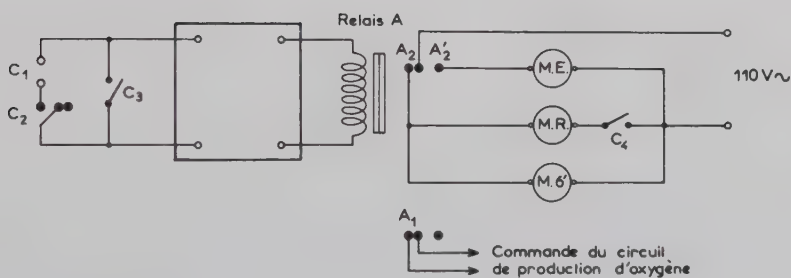


Fig. 6 - Diagramme illustrant le fonctionnement de l'appareil coulométrique. Les contacts sont représentés dans leur position entre les mesures.

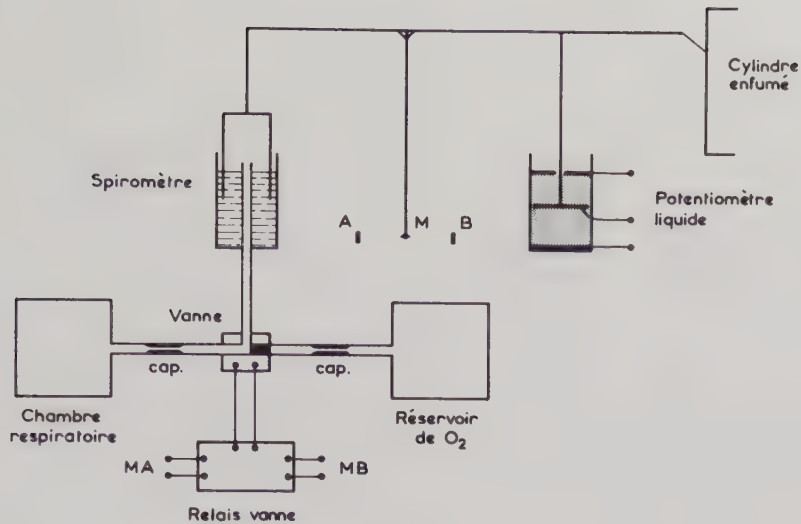


Fig. 7 - Schéma du montage de l'appareil spirométrique.

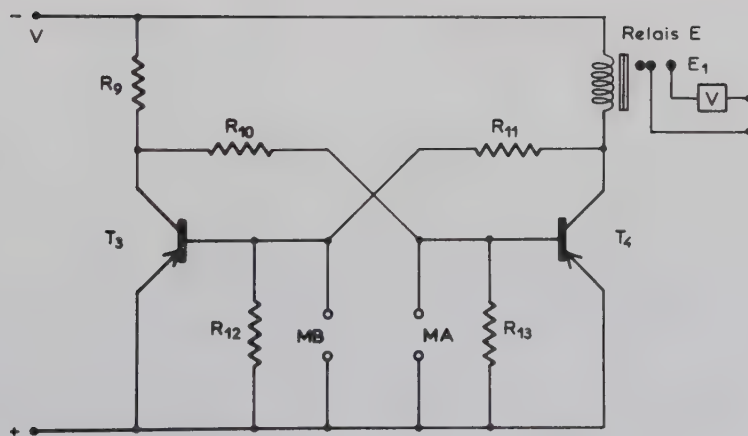


Fig. 8 - Circuit électronique du multivibrateur bistable. $V = 12\text{ V}$. Relais E: Siemens, 470 ohms; $T_3 = T_4 = \text{OC } 80$; $R_9 = 330\text{ ohms}$; $R_{10} = R_{11} = R_{12} = R_{13} = 8.200\text{ ohms}$.

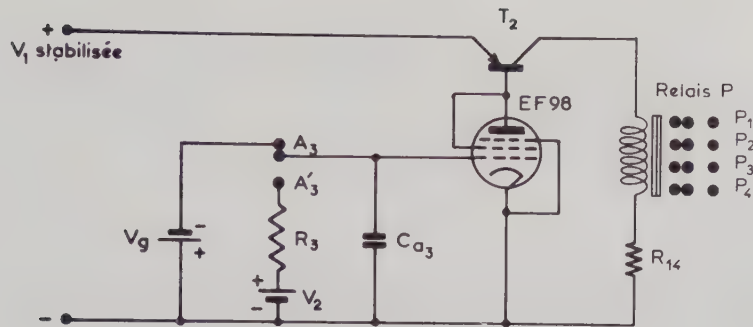


Fig. 9 - Circuit électronique de délai. $V_1 = 6$ V;
 $V_g = 22,5$ V (pile); $V_2 = 4,5$ V (pile).
 $T_2 = OC 80$; Relais P = Siemens 50 ohms;
 $R_{14} = 56$ ohms. Pour $R_3 = 1$ Mohms et $C_{a3} = 11,2 \mu F$, $t_1 \max = 24''$.

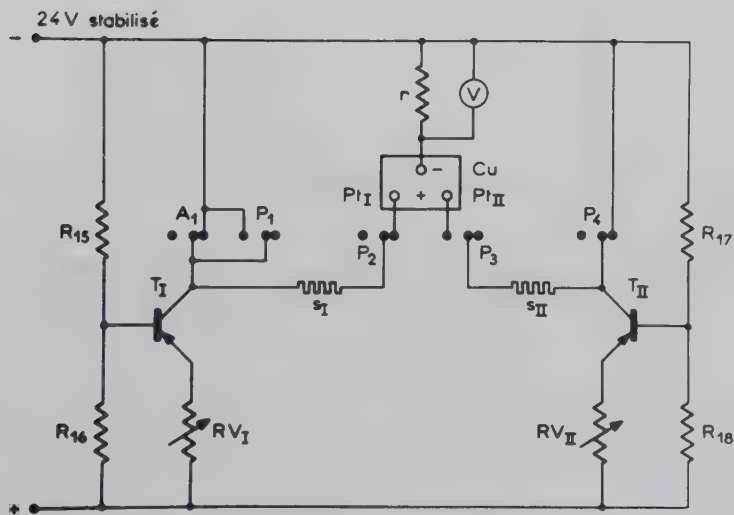


Fig. 10 - Circuit d'électrolyse de l'appareil coulométrique à deux sensibilités. $T_I = T_{II} = OC 26$; $R_{15} = R_{17} = 350$ ohms; $R_{16} = R_{18} = 56$ ohms; $r = 10$ ohms.
 s_I et s_{II} = shunts de l'ampèremètre.

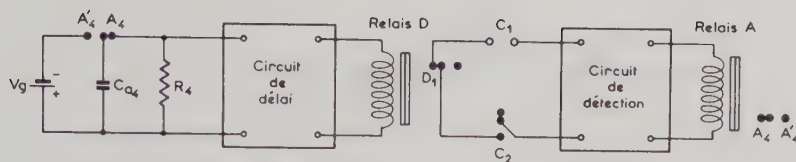


Fig. 11 - Schéma fonctionnel du système de sécurité supprimant temporairement la détection manométrique après la mesure.

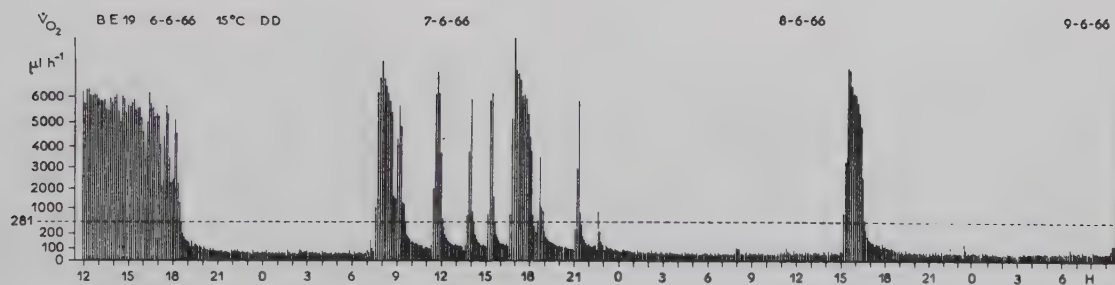


Fig. 12 - Enregistrement original de la consommation d'oxygène d'une abeille butineuse placée à 15°C.

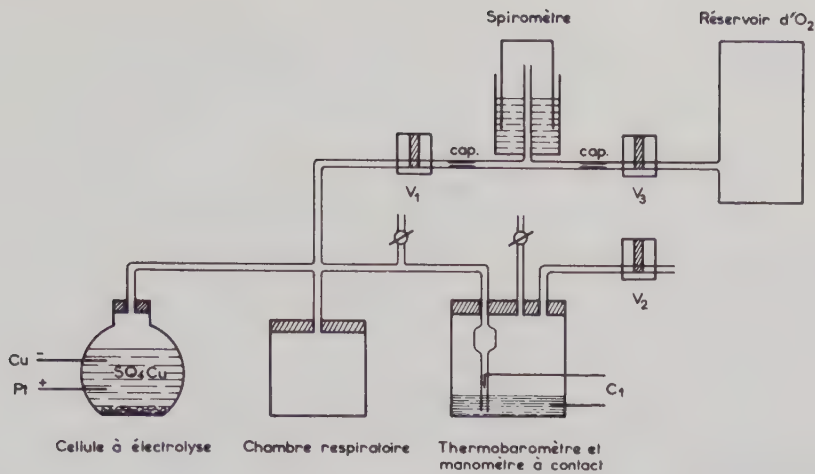


Fig. 13 - Schéma du montage de l'appareil coulospirométrique (cap. = capillaire)

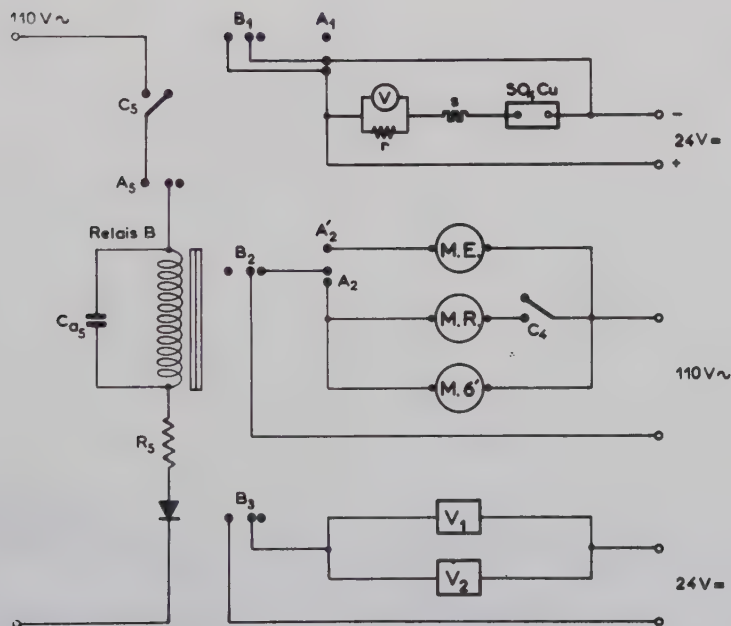


Fig. 14 - Circuit électronique commandant le changement du système de mesure dans l'appareil coulospirométrique.

Relais B = Siemens, 1.250 ohms.

$R_5 = 3.300 \text{ Ohms.}$

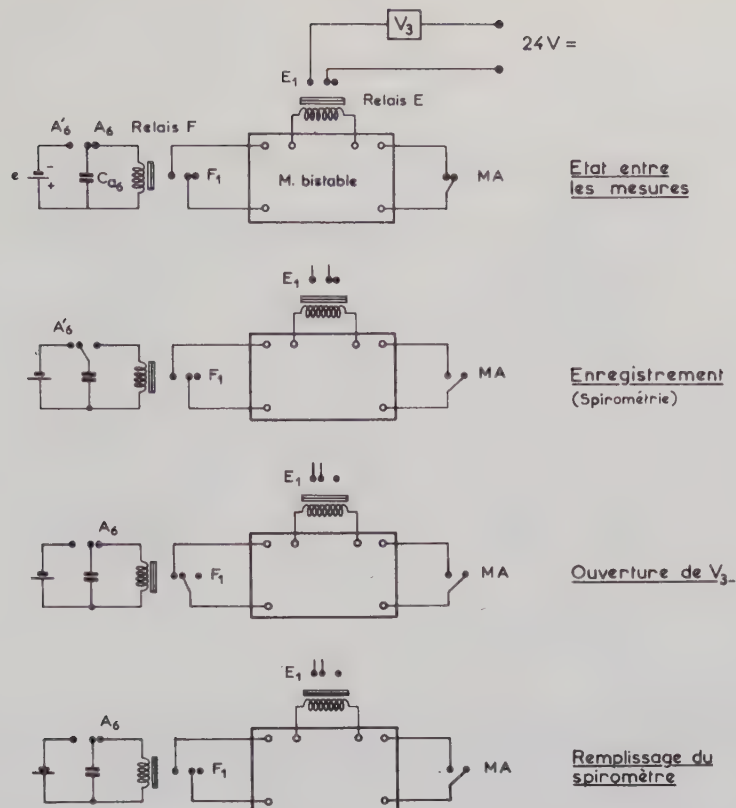


Fig. 15 - Schéma illustrant la position des contacts du circuit de commande de la vanne V_3 aux différents moments du cycle des opérations du remplissage du spiromètre.
 $e = 9 \text{ V}$ (pile), $Ca_6 = 50 \mu\text{F}$.
 Relais E = Siemens, 470 ohms.

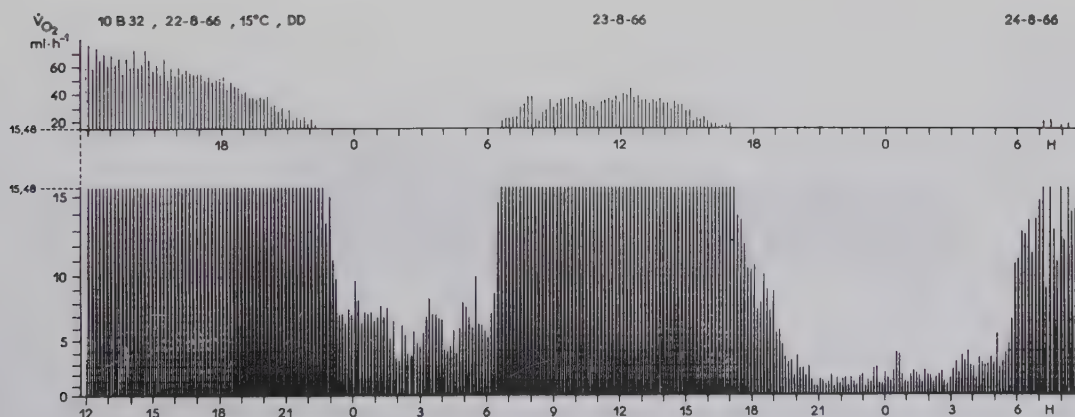


Fig. 16 - Enregistrement original de la consommation d'oxygène d'un groupe de 10 abeilles placé à 15°C.

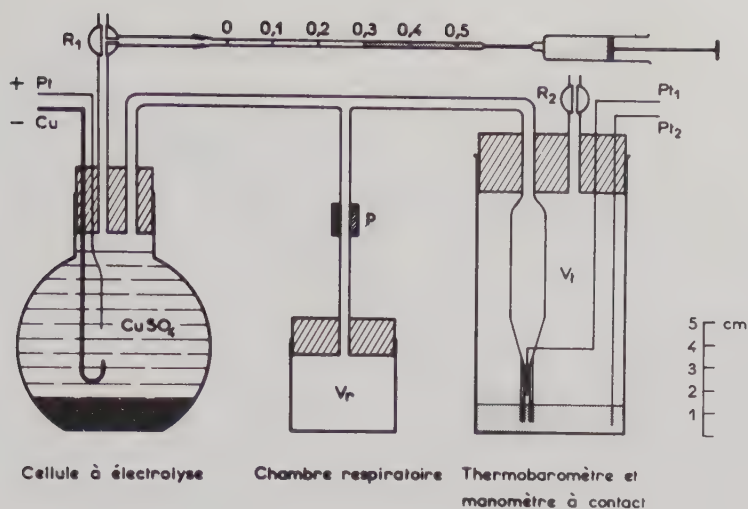


Fig. 17 - Dispositif de mesure volumétrique du gaz produit par électrolyse.

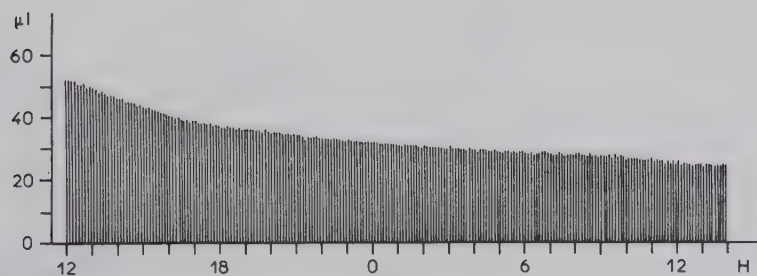


Fig. 18 - Enregistrement original de la consommation d'oxygène de copeaux de cuivre:
 $T = 360$ secondes.
 En ordonnées: volume d'oxygène produit au cours d'une mesure (μl).

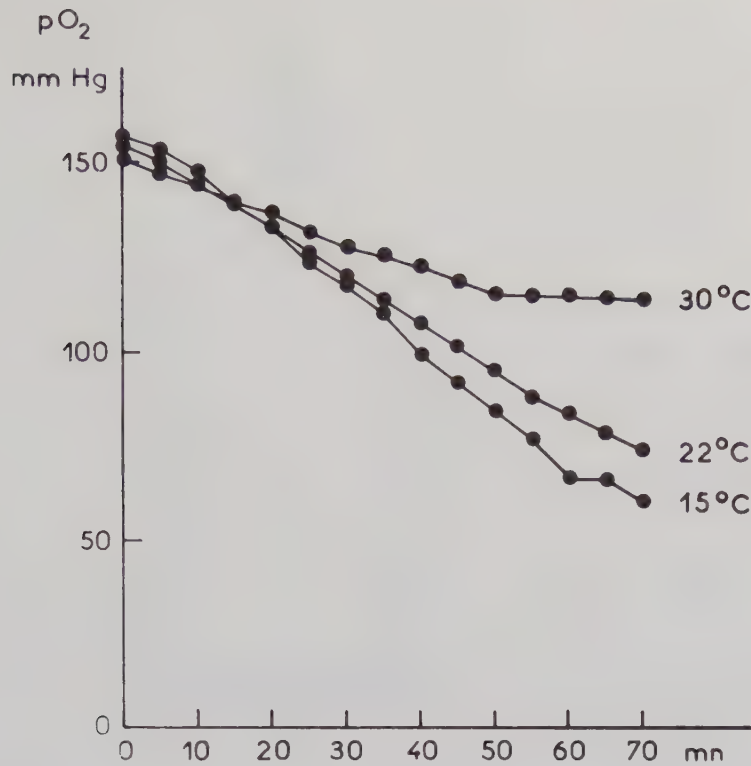


Fig. 19 - Evolution de la pO_2 de la chambre respiratoire à trois températures différentes. Abeille placée dans la chambre respiratoire au temps 0.

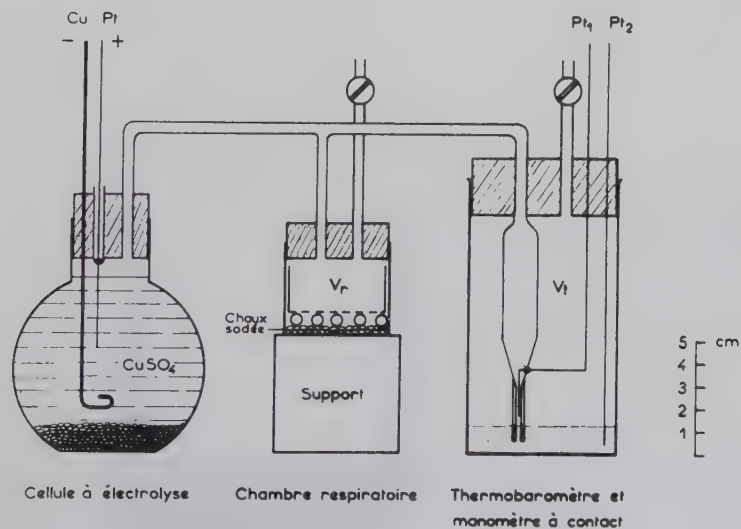


Fig. 20 - Schéma du montage des éléments du respiromètre pour abeille isolée.

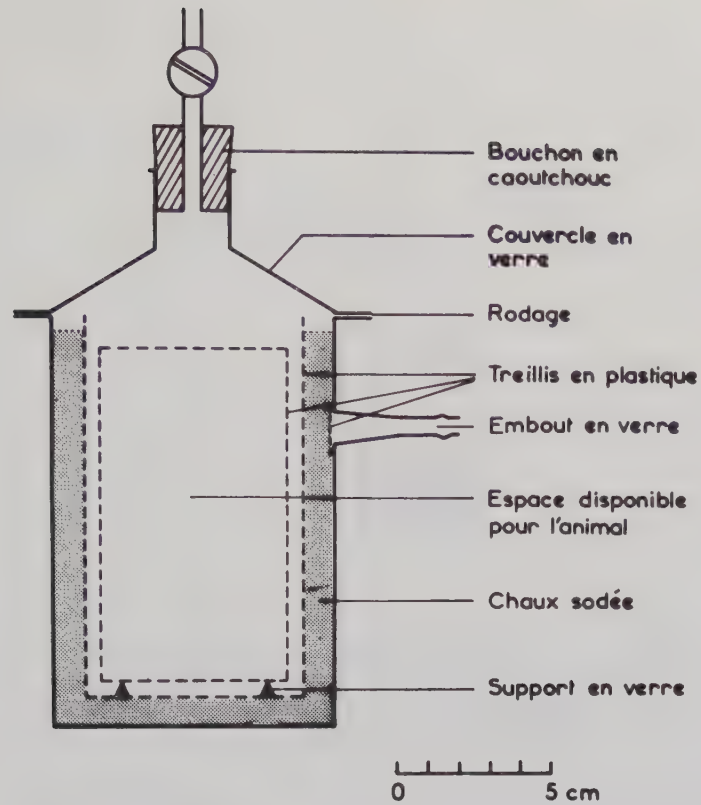


Fig. 21 - Chambre respiratoire pour 10 abeilles.

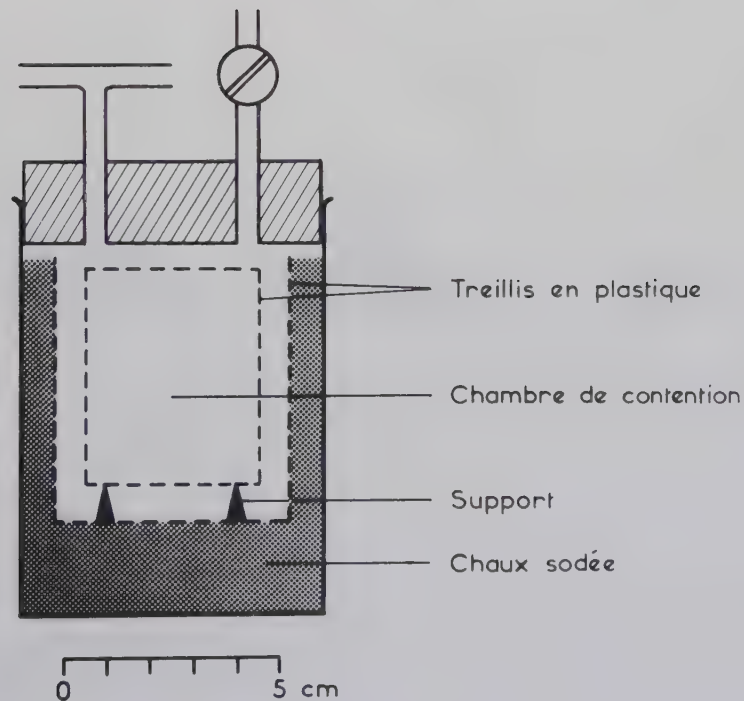


Fig. 22 - Chambre respiratoire pour 2 abeilles.

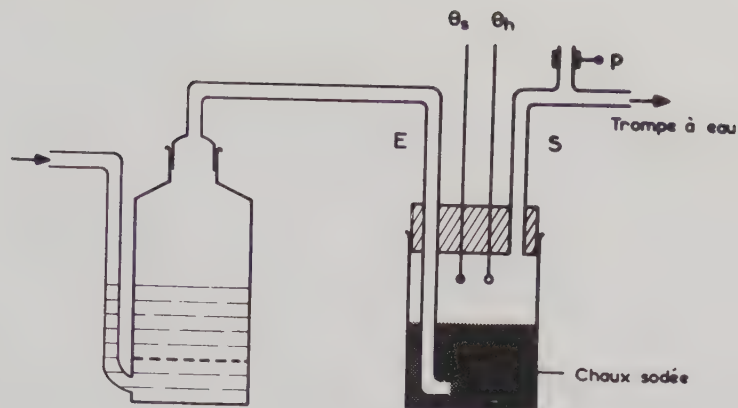


Fig. 23 - Dispositif psychrométrique utilisé pour évaluer le degré hygrométrique relatif dans la chambre respiratoire.

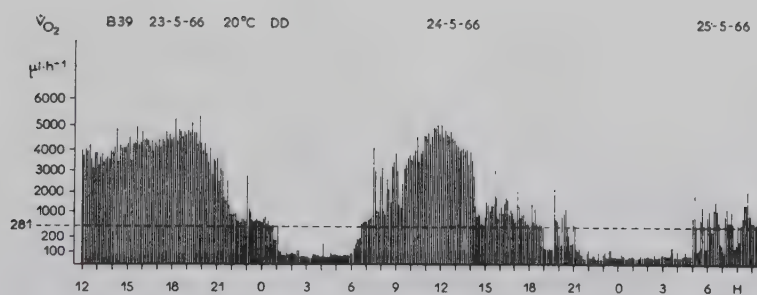


Fig. 24 - Enregistrement original de la consommation d'oxygène d'une abeille butineuse placée à 20°C.

EXP. 39 23-5-66 Apis m. butineuse 20°C DD
Pm = 85mg

DURÉE DU CYCLE

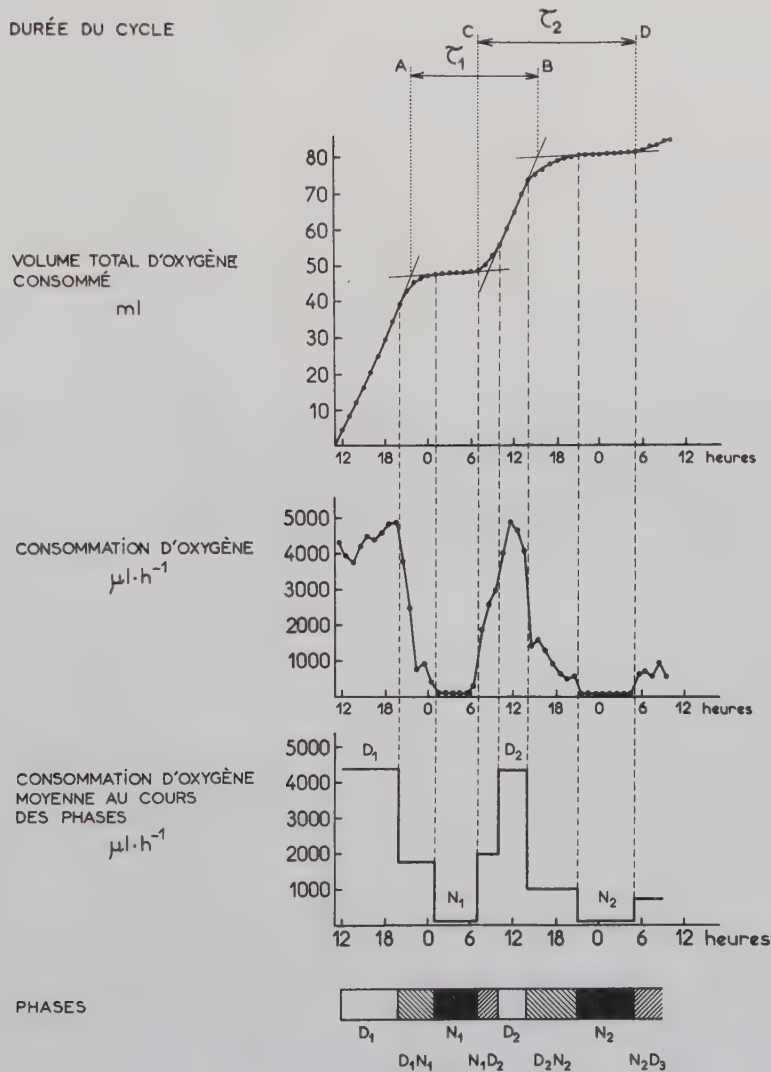


Fig. 25 - Analyse de l'enregistrement original de la consommation d'oxygène reproduit dans la figure 24. Explications dans le texte (§§ 2.2.1.).

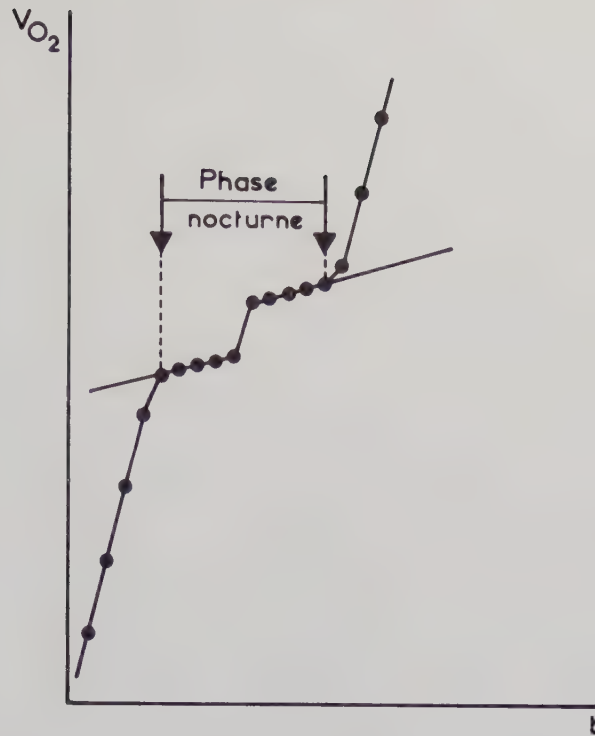


Fig. 26 - Schéma illustrant la délimitation temporelle d'une phase nocturne interrompue par une variation de grande amplitude et de courte durée de la consommation d'oxygène nocturne.

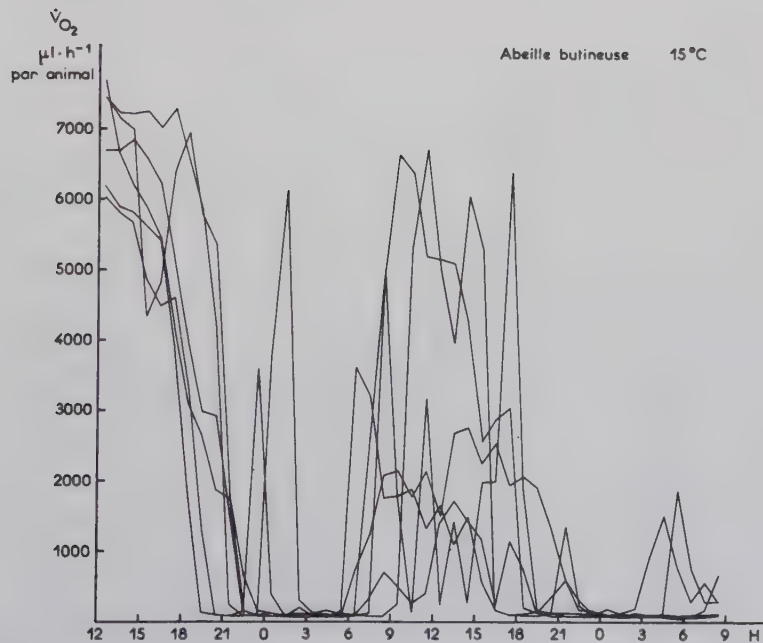


Fig. 27 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 6 abeilles butineuses isolées.

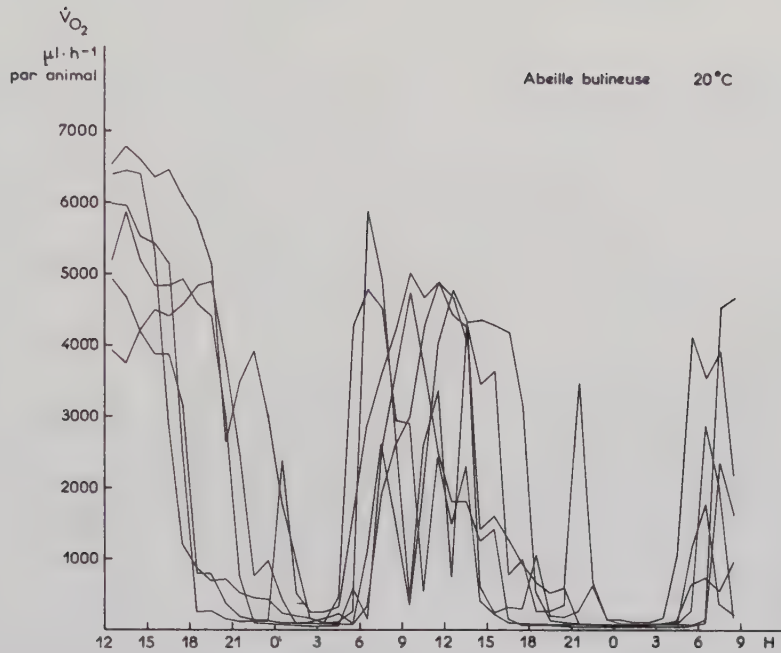


Fig. 28 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 20°C de 6 abeilles butineuses isolées.

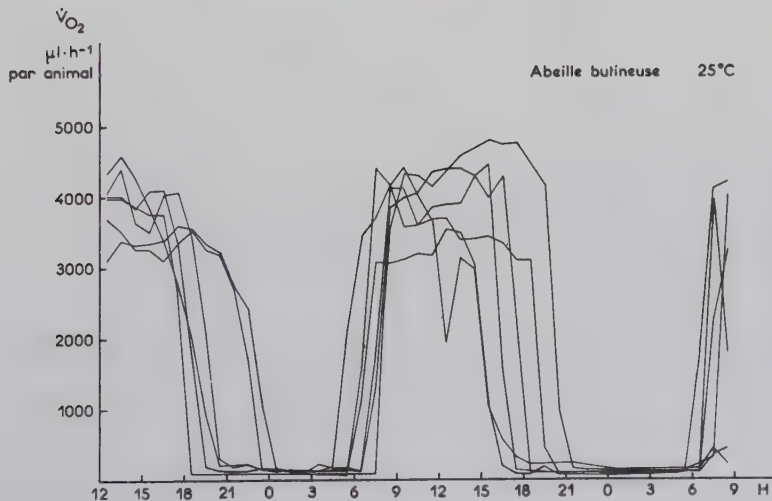


Fig. 29 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 25°C de 6 abeilles butineuses isolées.

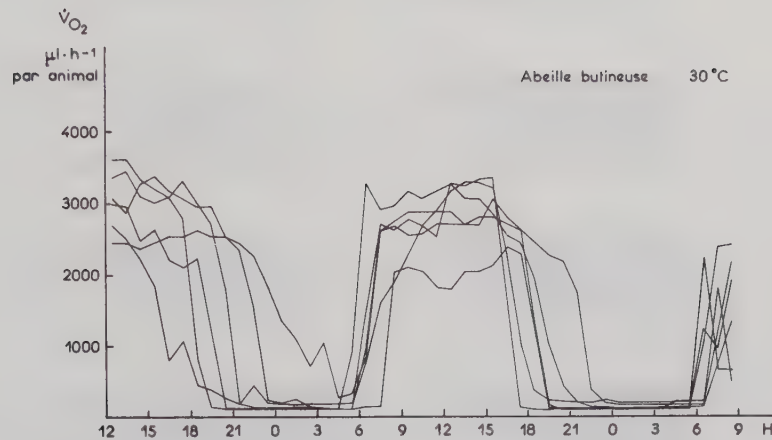


Fig. 30 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 30°C de 6 abeilles butineuses isolées.

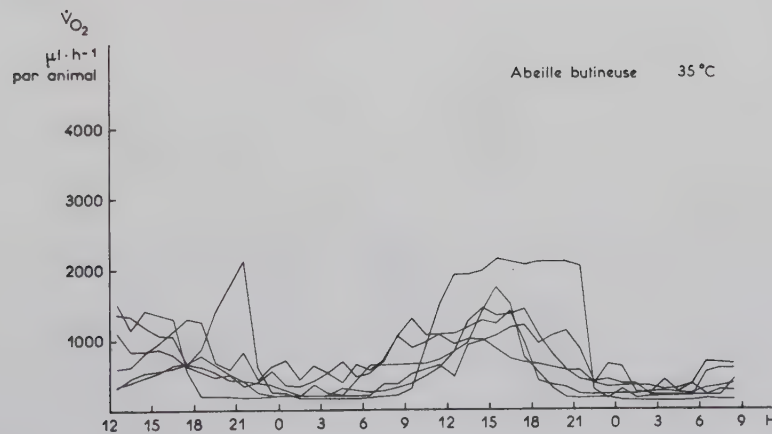


Fig. 31 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 35°C de 6 abeilles butineuses isolées.

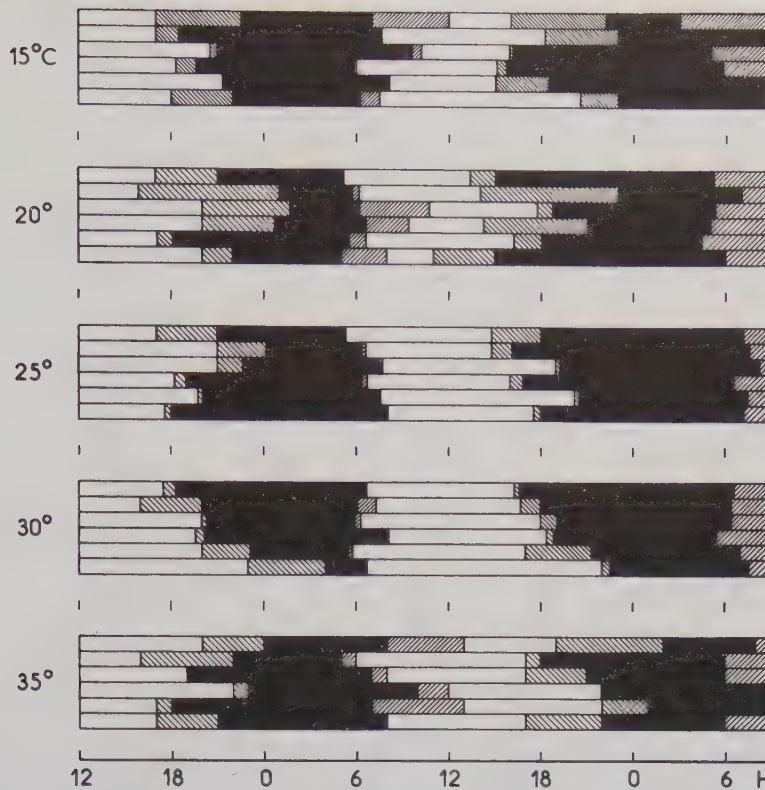


Fig. 32 - Situation temporelle et durée des différentes phases du rythme nyctéméral de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée. Explications dans le texte §§ 2.2.4.1. et 2.3.2.

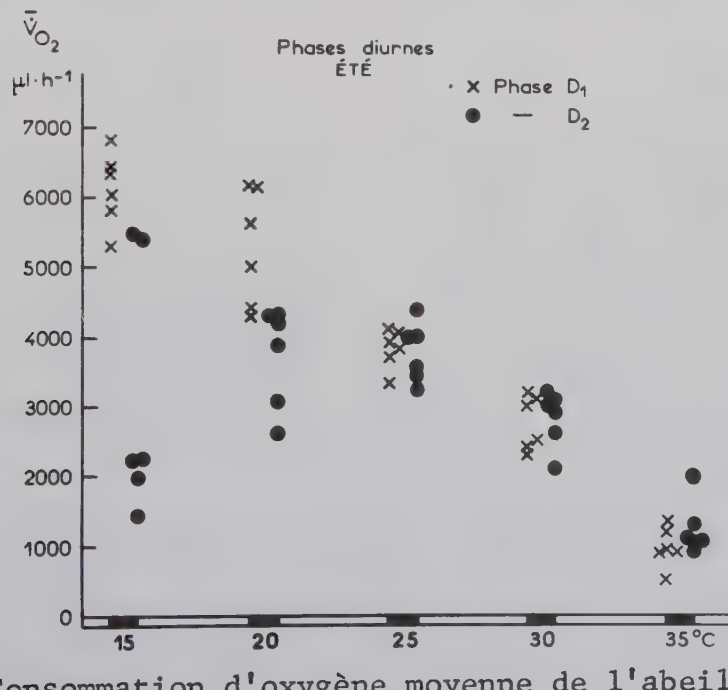


Fig. 33 - Consommation d'oxygène moyenne de l'abeille butineuse isolée au cours des phases diurnes D₁ (croix) et D₂ (cercles pleins) en fonction de la température ambiante.

$\overline{\dot{V}O_2}$ en $\mu\text{l}\cdot\text{h}^{-1}$ et par abeille.

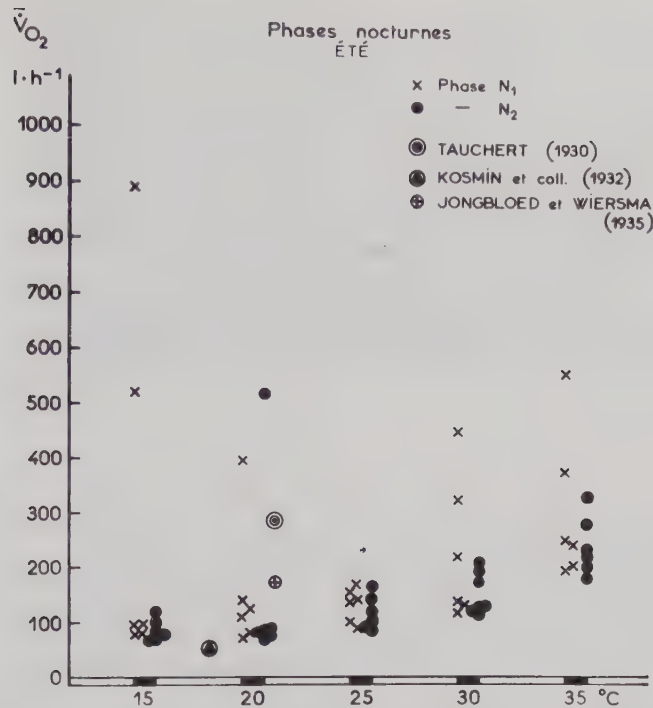


Fig. 34 - Consommation d'oxygène moyenne de l'abeille butineuse isolée au cours des phases nocturnes N₁ (croix) et N₂ (cercles pleins) en fonction de la température ambiante.

$\bar{V}_{O_2}$ en $\mu\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$ et par abeille. Comparaison avec les valeurs de la littérature.

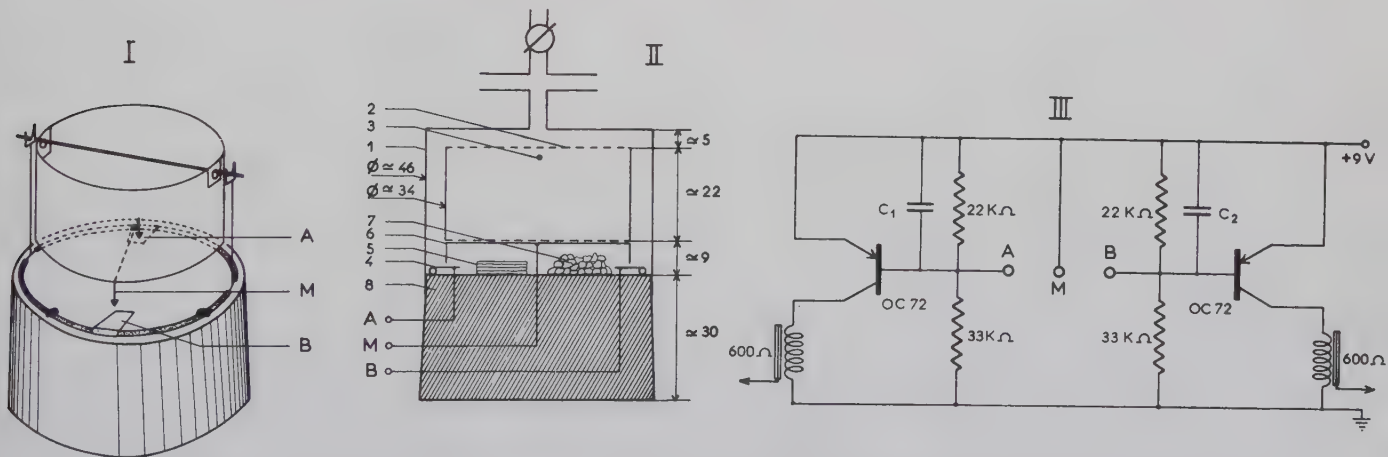


Fig. 35 - Les différents éléments de l'actographe pour abeille. I. Schéma d'ensemble du dispositif mécanique de l'actographe. II. Coupe transversale de l'actographe logé dans la chambre respiratoire du respiromètre. 1. Cloche en verre avec tube en T surmonté d'un robinet. 2. Moustiquaire en plastique. 3. Axe de rotation. 4. Butoir en argent. 5. Humidificateur. 6. Pointe en argent. 7. Chaux sodée. 8. Bouchon support. Les dimensions sont exprimées en mm. III. Schéma du dispositif électronique détecteur et enregistreur des contacts électriques.

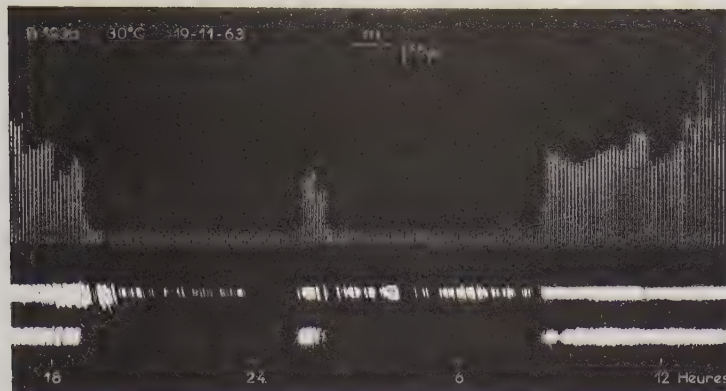


Fig. 36 - Enregistrement simultané de la consommation d'oxygène et de l'activité musculaire d'une abeille isolée placée à 30°C.

En ordonnées: en haut: tracé de la consommation d'oxygène enregistrée toutes les 6 minutes; la hauteur de chaque rectangle est proportionnelle au volume d'oxygène consommé. En bas: tracé de l'enregistrement des contacts MA et des contacts MB. En abscisses: le temps.

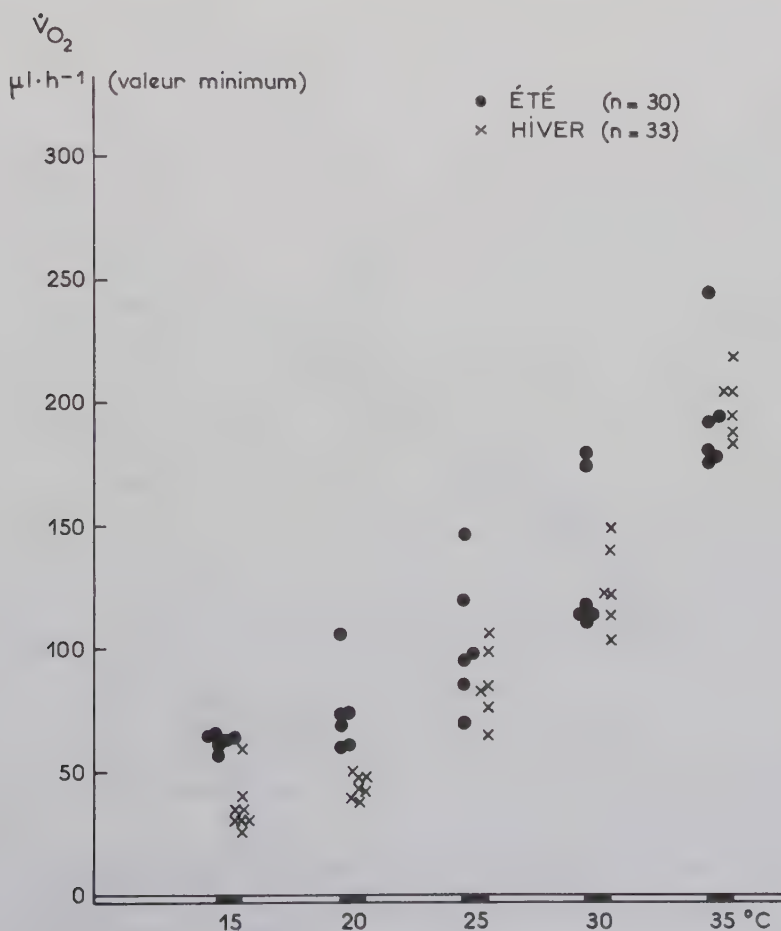


Fig. 37 - Consommation d'oxygène minimum ($\mu l \cdot h^{-1}$ par abeille) de l'abeille isolée en fonction de la température. Cercles pleins: valeurs de mai-juin. Croix: valeurs de décembre-janvier.

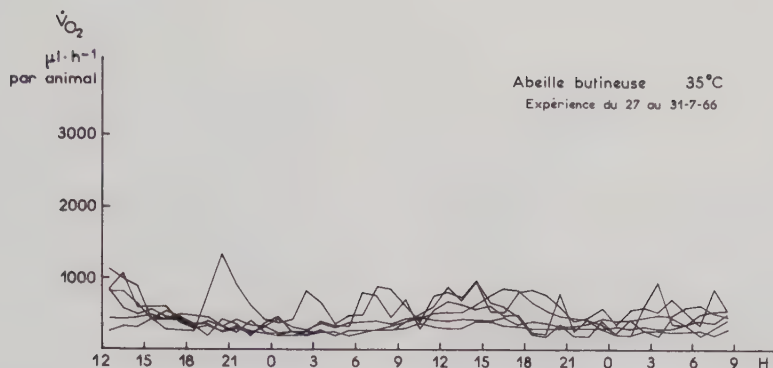


Fig. 38 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 35°C de 6 abeilles butineuses isolées. Expériences faites entre le 27 et le 31 Juillet.

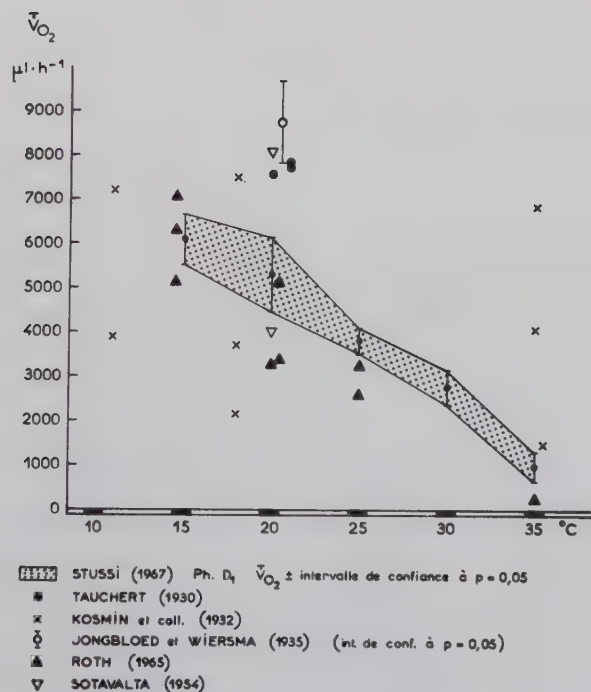


Fig. 39 - Comparaison de nos valeurs mesurées au cours de la phase D₁ aux valeurs de la littérature (abeille isolée).

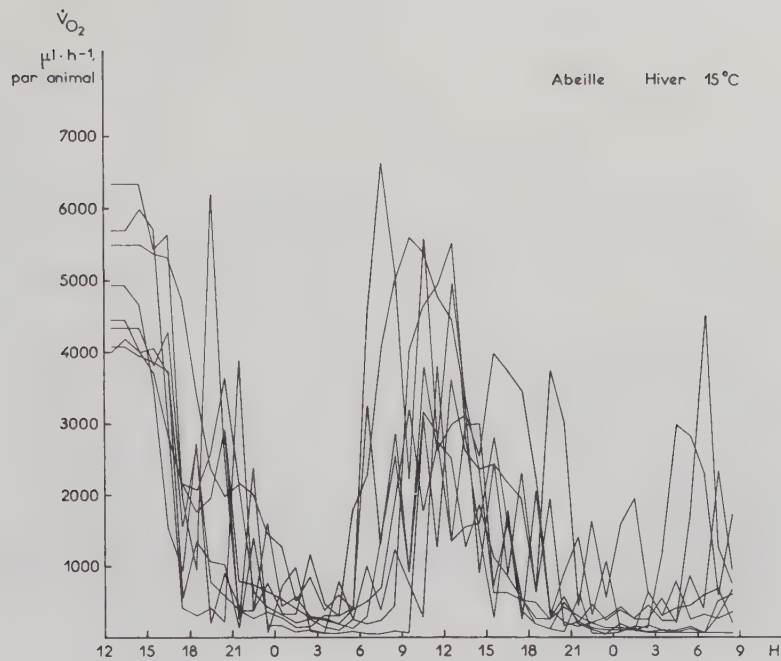


Fig. 40 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 8 abeilles isolées d'hiver.

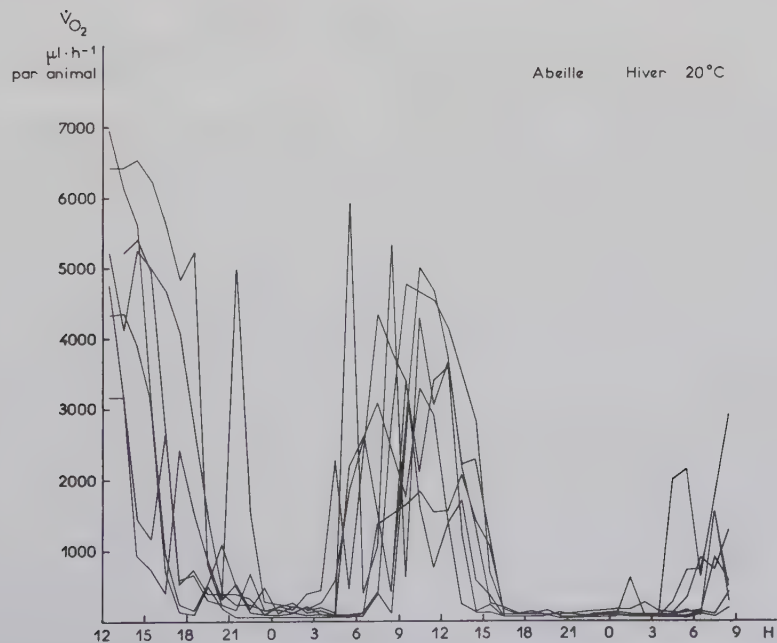


Fig. 41 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 20°C de 7 abeilles isolées d'hiver.

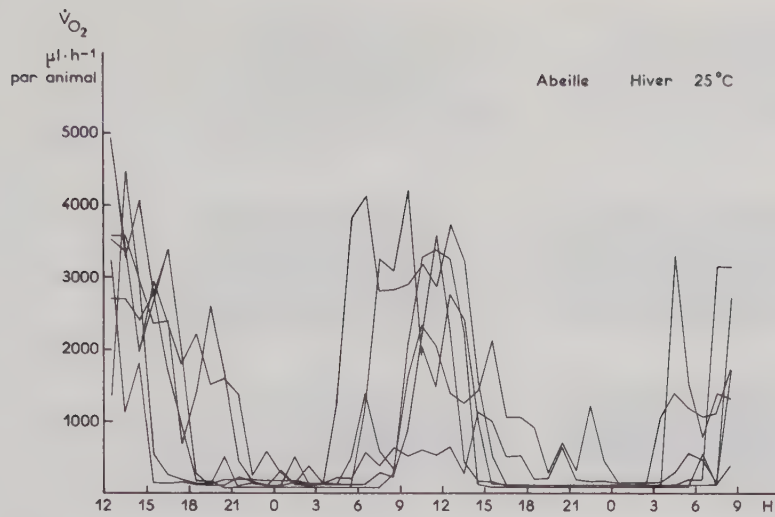


Fig. 42 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 25°C de 6 abeilles isolées d'hiver.

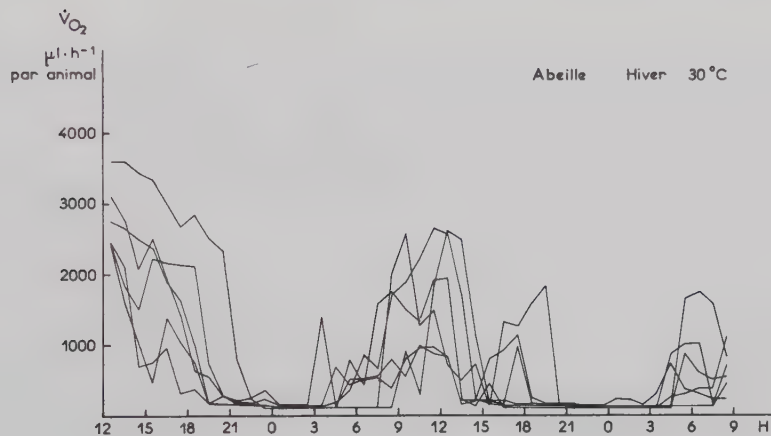


Fig. 43 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 30°C de 6 abeilles isolées d'hiver.

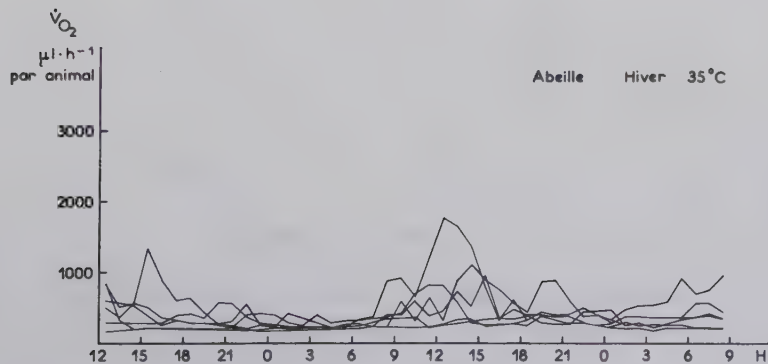


Fig. 44 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 35°C de 6 abeilles isolées d'hiver.

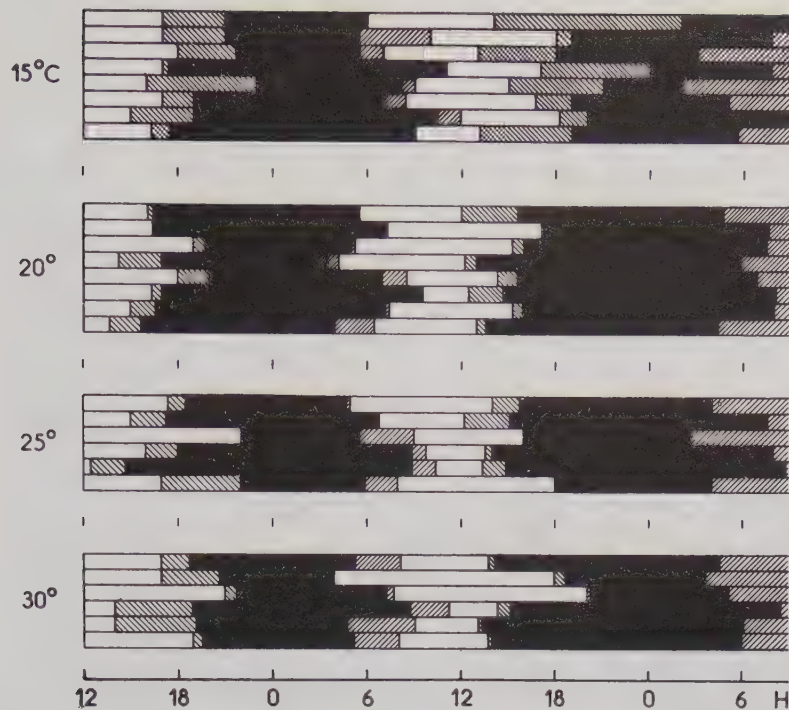


Fig. 45 - Situation temporelle et durée des différentes phases du rythme nycthéméral de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée d'hiver. Explication dans le texte (§§ 2.2.4.1. et 2.4.2.).

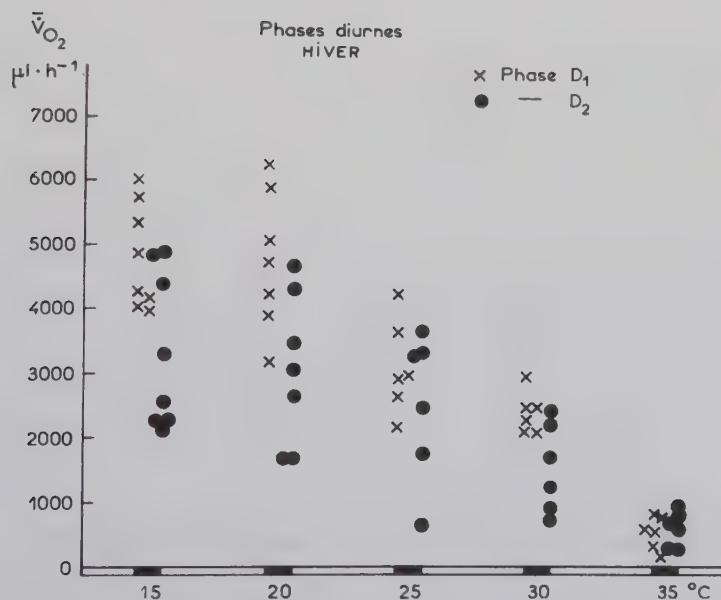


Fig. 46 - Consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée d'hiver au cours des phases D₁ (croix) et D₂ (cercles pleins) en fonction de la température ambiante. $\bar{V}_{O_2}$ en $\mu l \cdot h^{-1}$ par abeille.

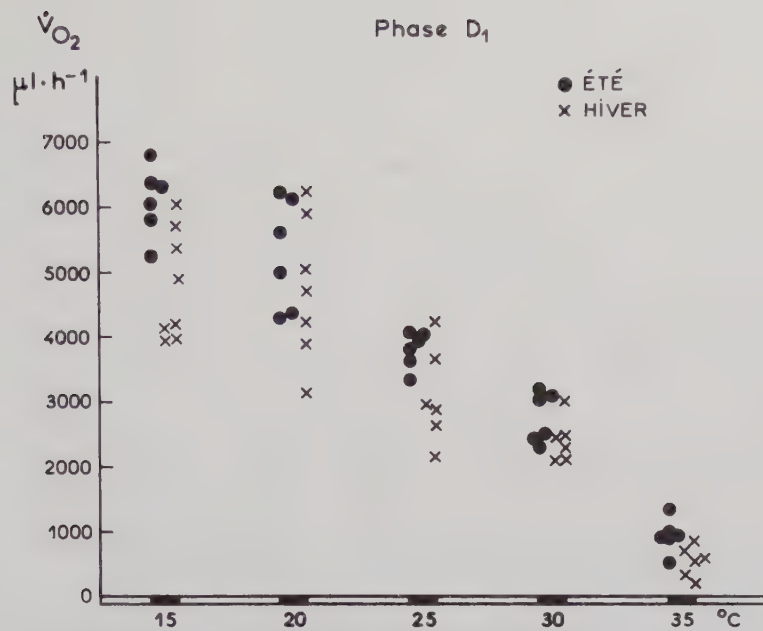


Fig. 47 - Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée au cours de la phase D₁ en été (cercles pleins) et en hiver (croix) en fonction de la température ambiante.

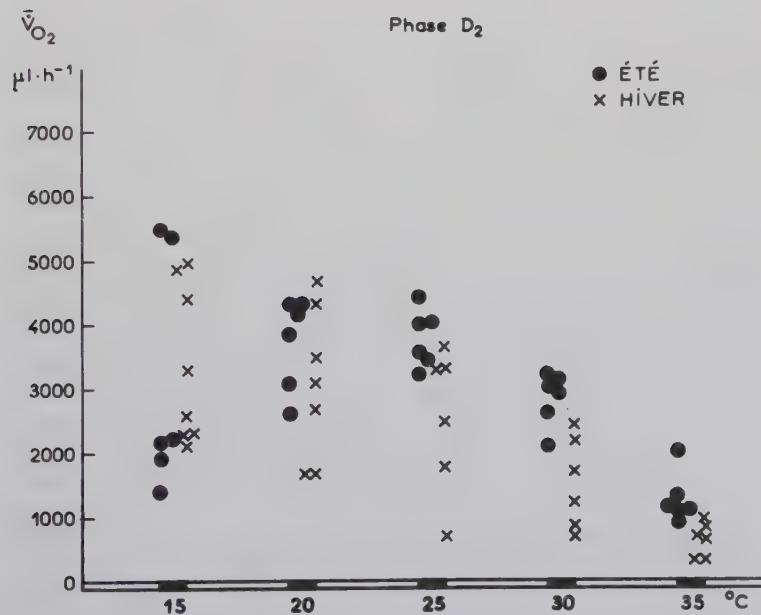


Fig. 48 - Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée au cours de la phase D₂ en été (cercles pleins) et en hiver (croix) en fonction de la température ambiante.

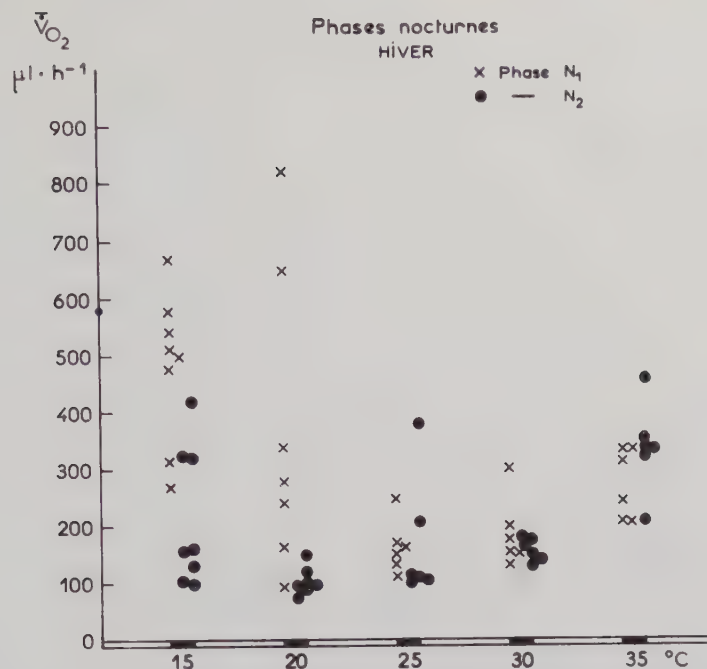


Fig. 49 - Consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée d'hiver au cours des phases N_1 (croix) et N_2 (cercles pleins) en fonction de la température ambiante.
 $\bar{V}_{O_2}$ en $\mu l \cdot h^{-1}$ par abeille.

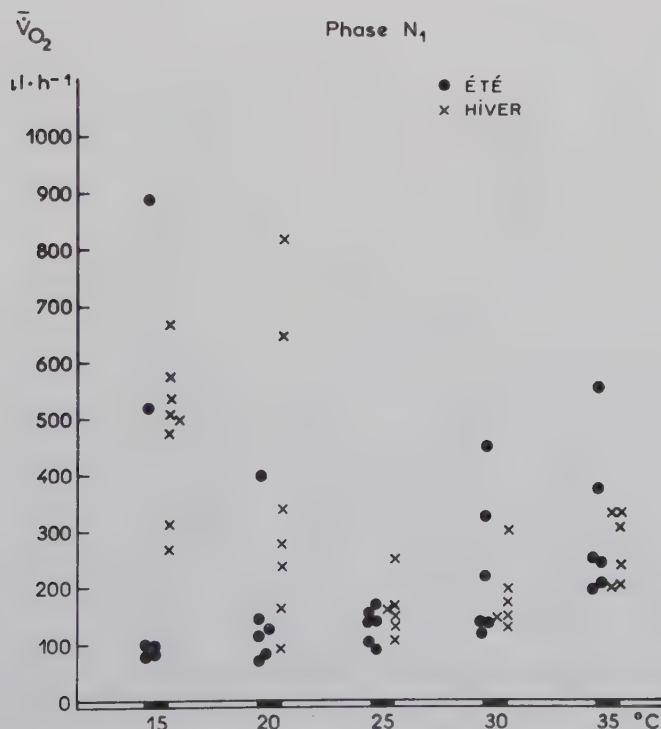


Fig. 50 - Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée au cours de la phase N_1 en hiver (croix) et en été (cercles pleins).

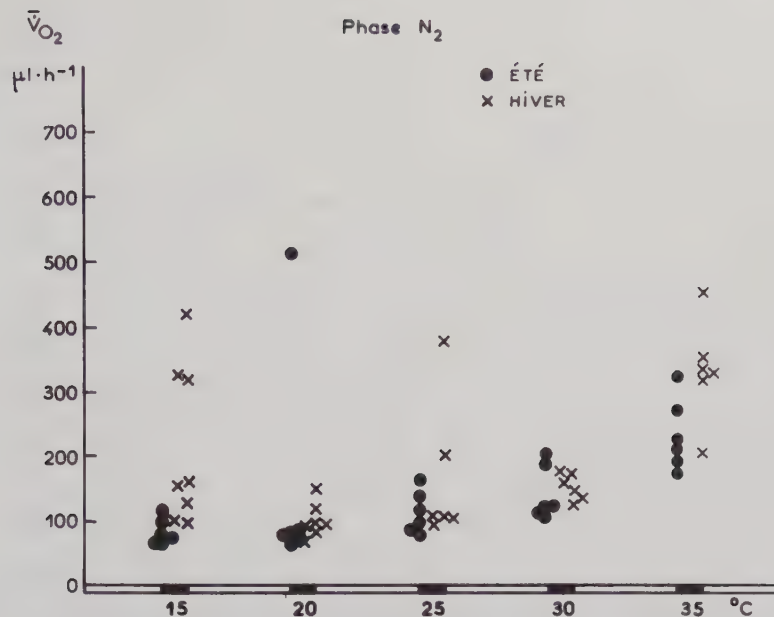


Fig. 51 - Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille isolée au cours de la phase N₂ en hiver (croix) et en été (cercles pleins).

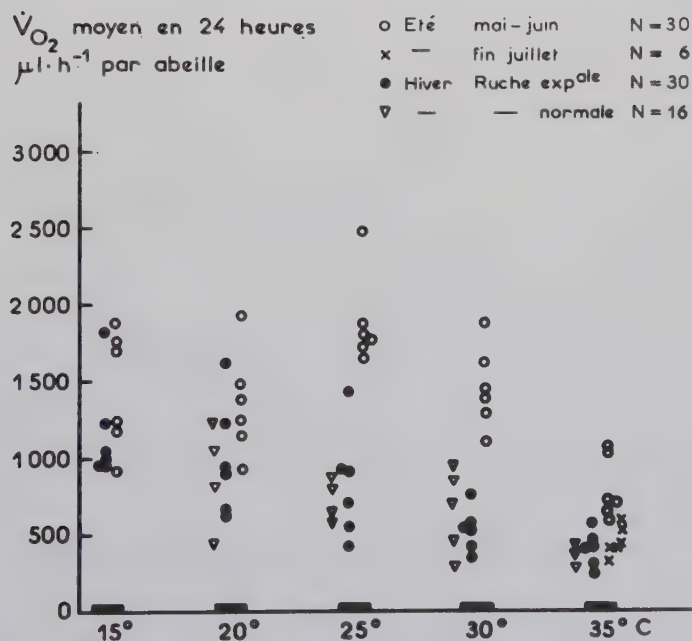


Fig. 52 - Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne de l'abeille au cours de 24 heures d'expérience en hiver (cercles pleins) et en été (cercles creux) (cf. 2.4.4.1.).

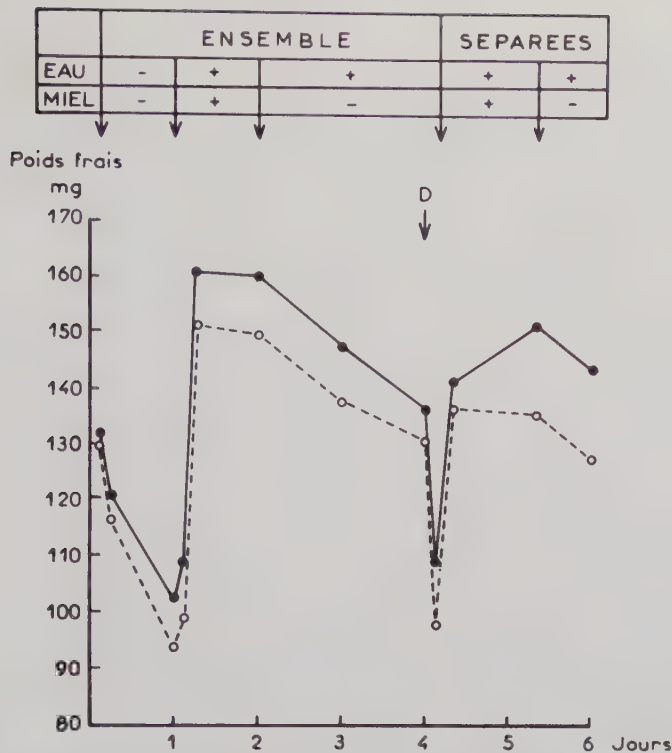


Fig. 53 - Variation du poids frais (mg) de deux abeilles, placées dans diverses situations expérimentales. Chaque courbe correspond à une abeille. D = défécation. En abscisses: le temps en jours.

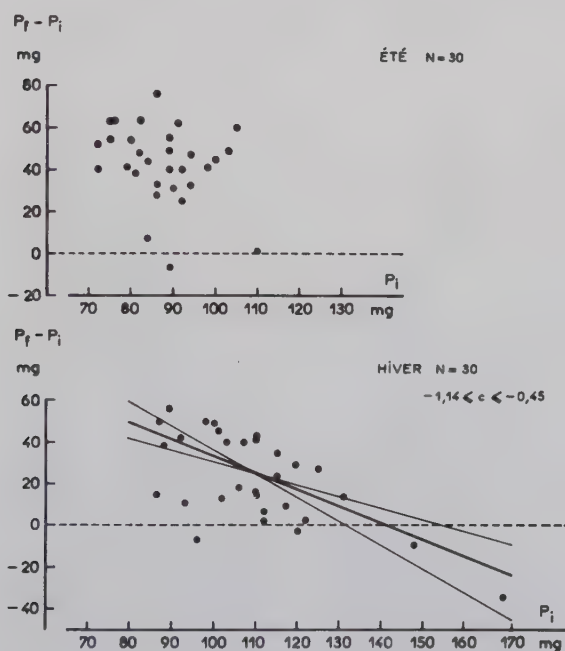


Fig. 54 - Variation du poids frais de l'abeille entre le début et la fin de l'expérience (poids final-poids initial) en fonction du poids initial en été et en hiver.

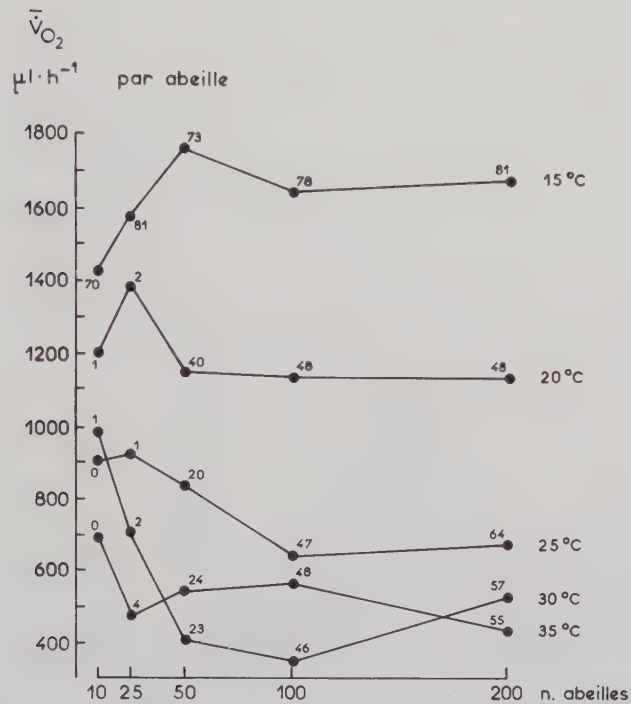


Fig. 55 - Consommation de sirop de sucre par les abeilles en fonction de l'effectif du groupe d'abeilles et de la température ambiante. Valeurs de FREE et SPENCER-BOOTH (1958) transformée en $\mu l \cdot h^{-1}$ et par abeille (cf. 2.5.1.).

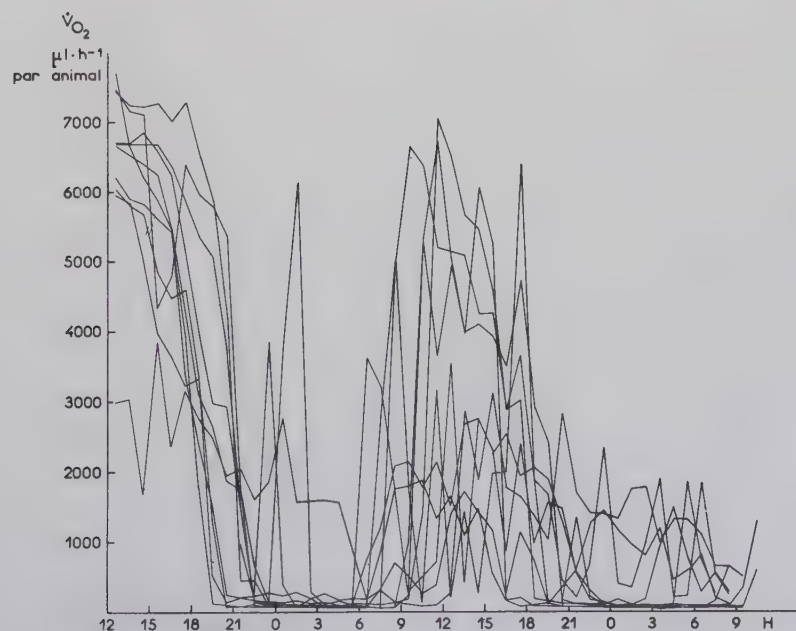


Fig. 56 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 10 abeilles butineuses isolées.

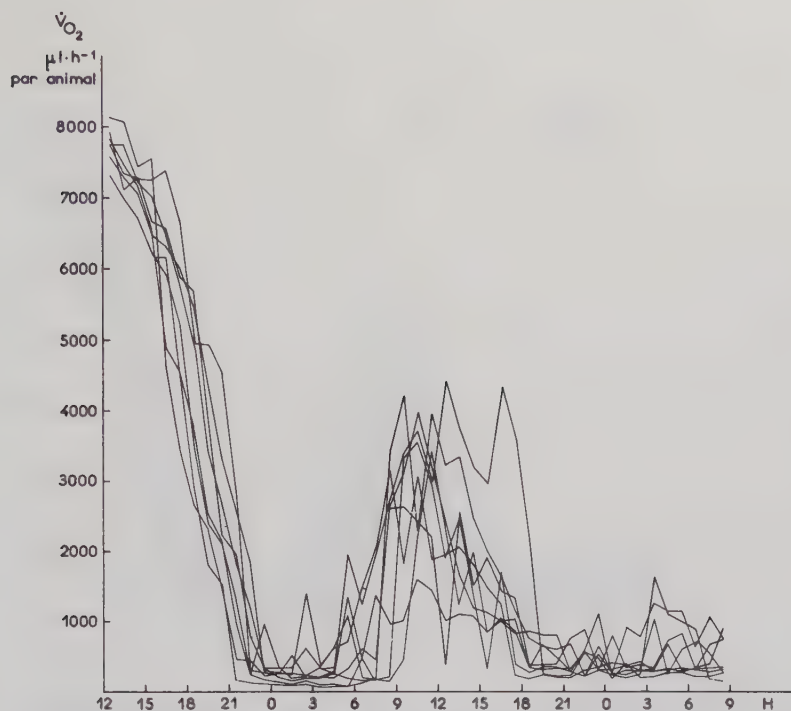


Fig. 57 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 8 groupes de 2 abeilles butineuses.

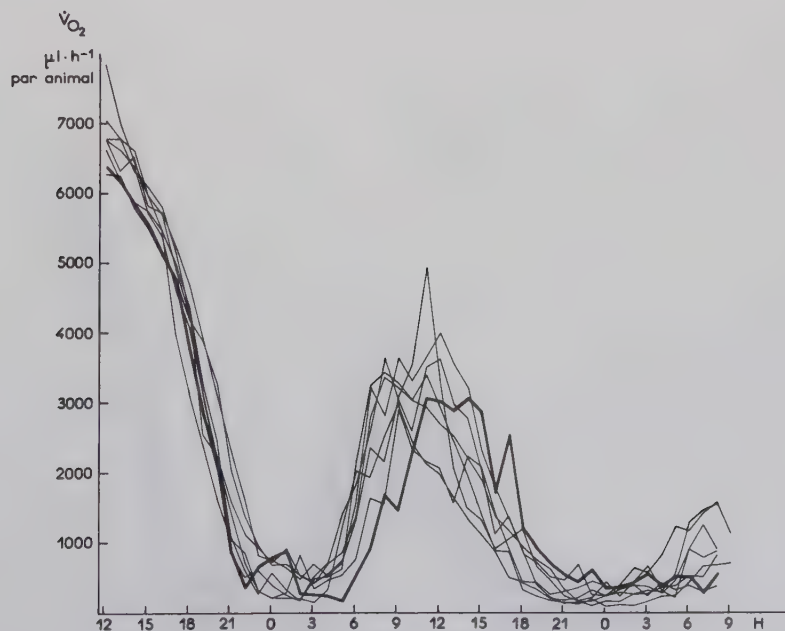


Fig. 58 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C (traits fins) de 7 groupes de 10 abeilles butineuses. En trait épais: courbe moyenne des 10 courbes de la figure 56.

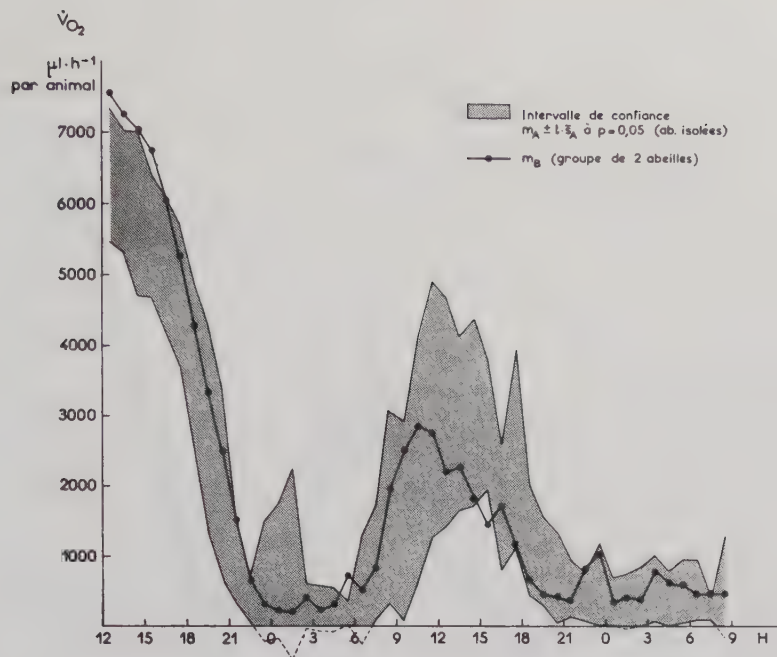


Fig. 59 - Comparaison de l'évolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 10 abeilles isolées (int. conf. à $p = 0,05$) et de 8 groupes de 2 abeilles (m_B).

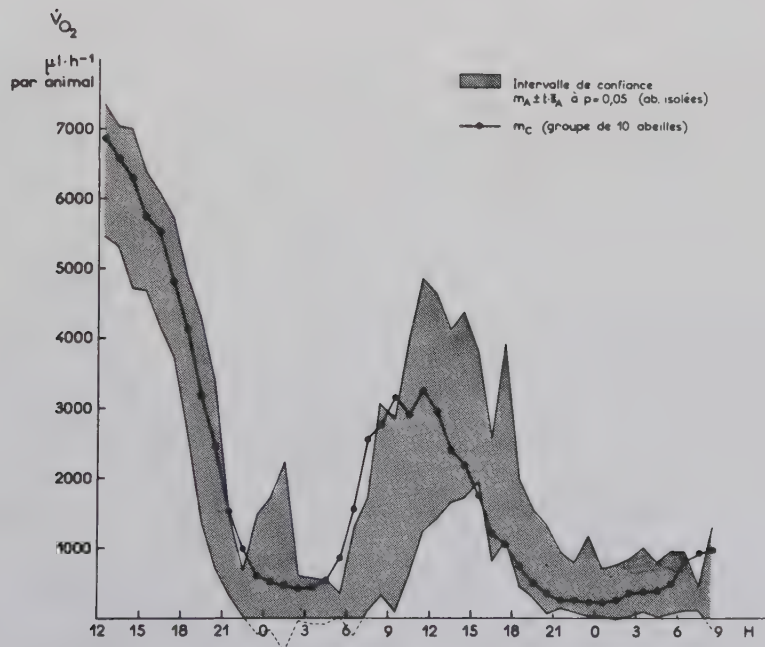


Fig. 60 - Comparaison de l'évolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 10 abeilles isolées (int. conf. à $p = 0,05$) et de 7 groupes de 10 abeilles (m_C).

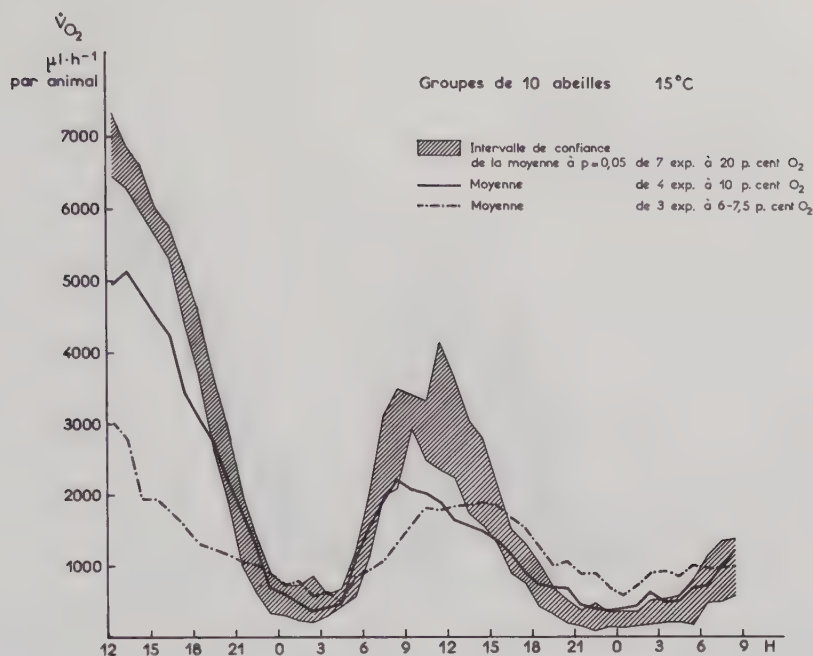


Fig. 61 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de groupes de 10 abeilles placées à différentes concentrations en oxygène.

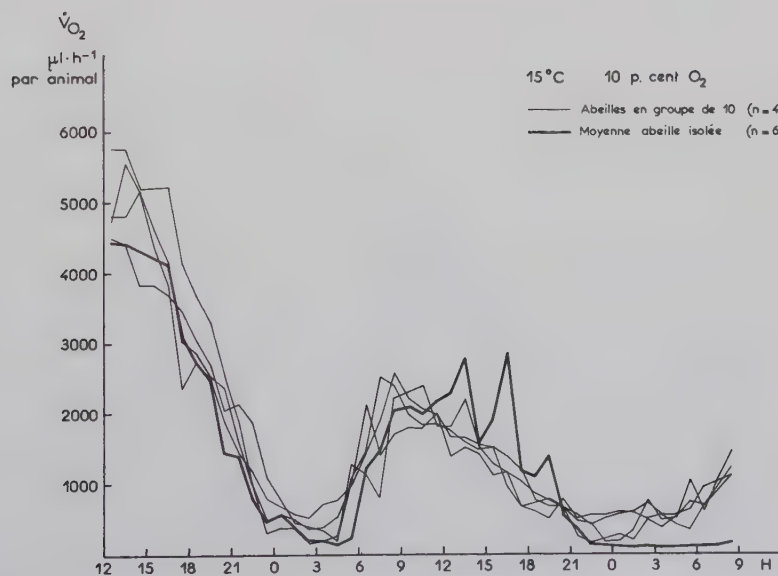


Fig. 62 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C (traits fins) de 4 groupes de 10 abeilles. En trait épais, courbe moyenne de 6 expériences sur abeille isolée. Concentration en oxygène: 10 p. 100.

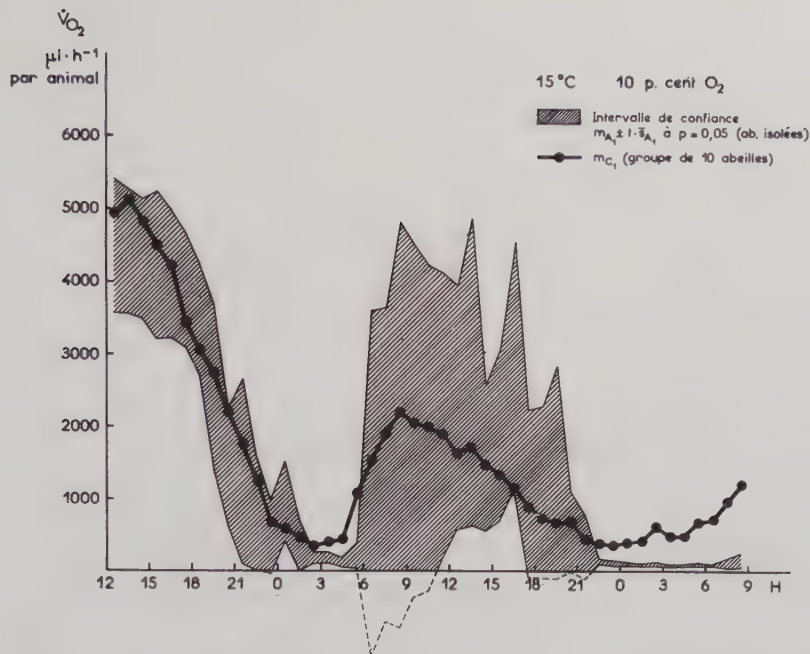


Fig. 63 - Comparaison de l'évolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 6 abeilles isolées (int. conf. à $p = 0,05$) et de 4 groupes de 10 abeilles (m_{C_1}). Concentration en oxygène: 10 p. 100.

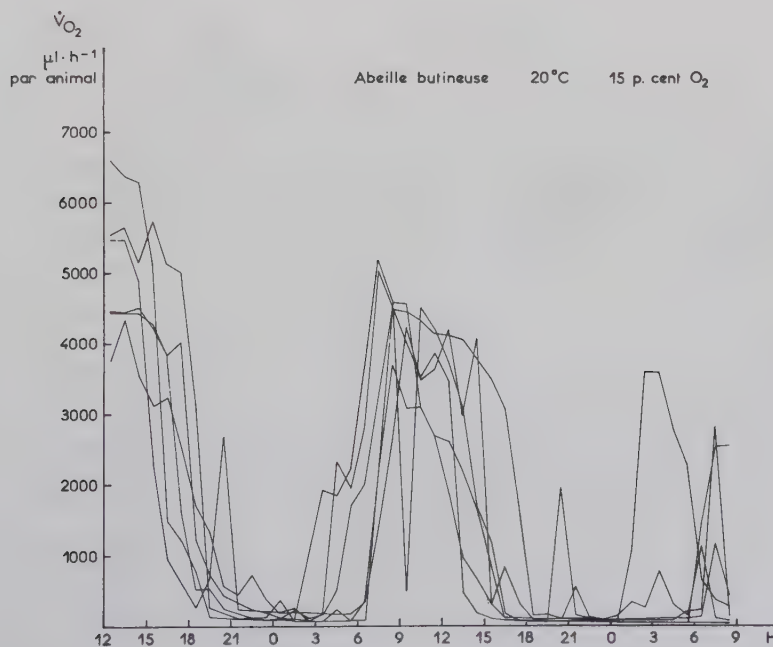


Fig. 64 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène de 6 abeilles butineuses isolées, placées à 20°C et à une concentration en oxygène de 15 pour 100.

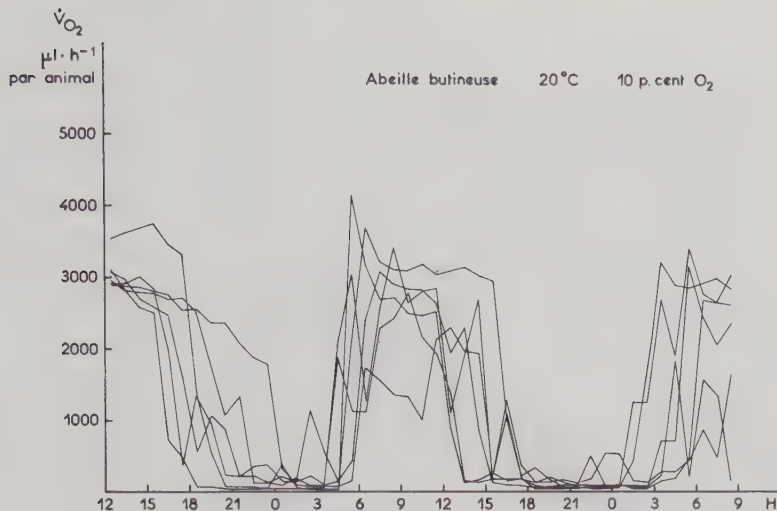


Fig. 65 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène de 6 abeilles butineuses isolées placées à 20°C et à une concentration en oxygène de 10 p. 100.

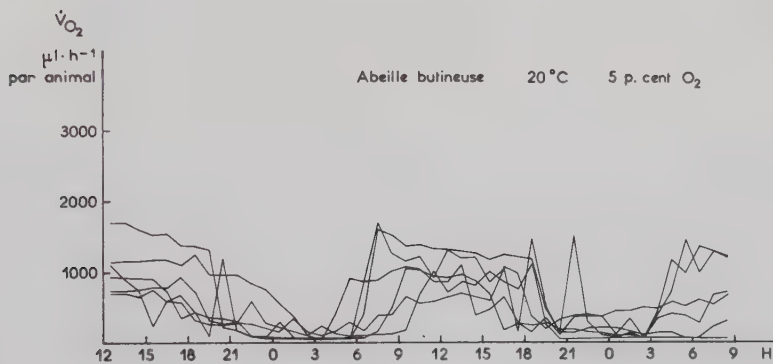


Fig. 66 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène de 6 abeilles butineuses isolées placées à 20°C et à une concentration en oxygène de 5 p. 100.

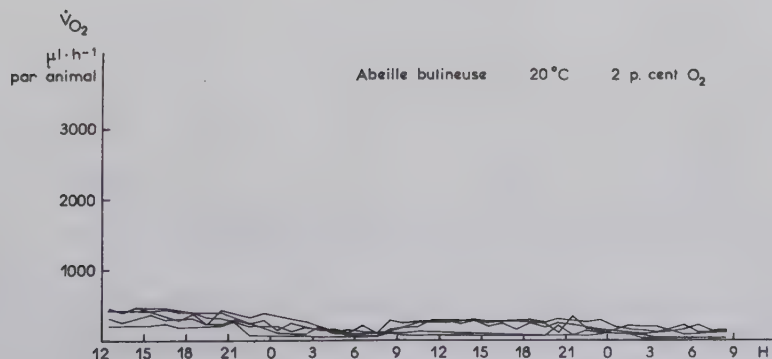


Fig. 67 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène de 6 abeilles butineuses isolées placées à 20°C et à une concentration en oxygène de 2 p. 100.

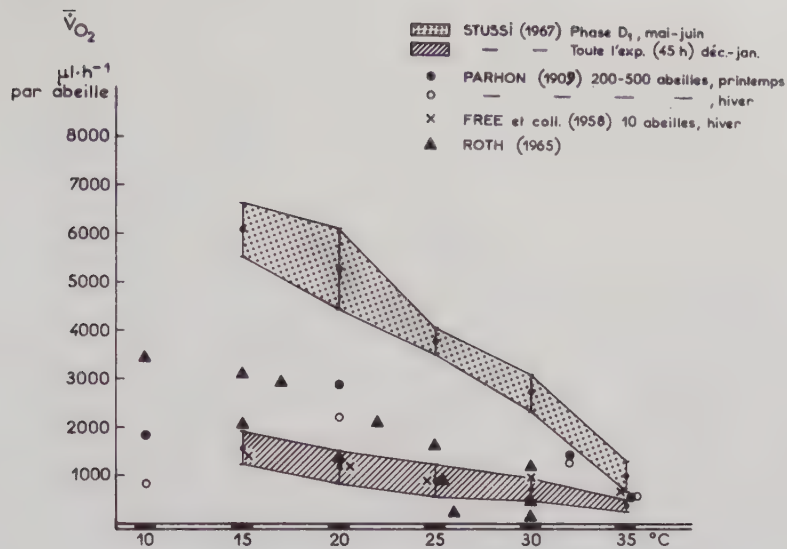


Fig. 68 - Comparaison de nos valeurs mesurées sur l'abeille isolée aux valeurs de la littérature mesurées sur des groupes d'abeilles.

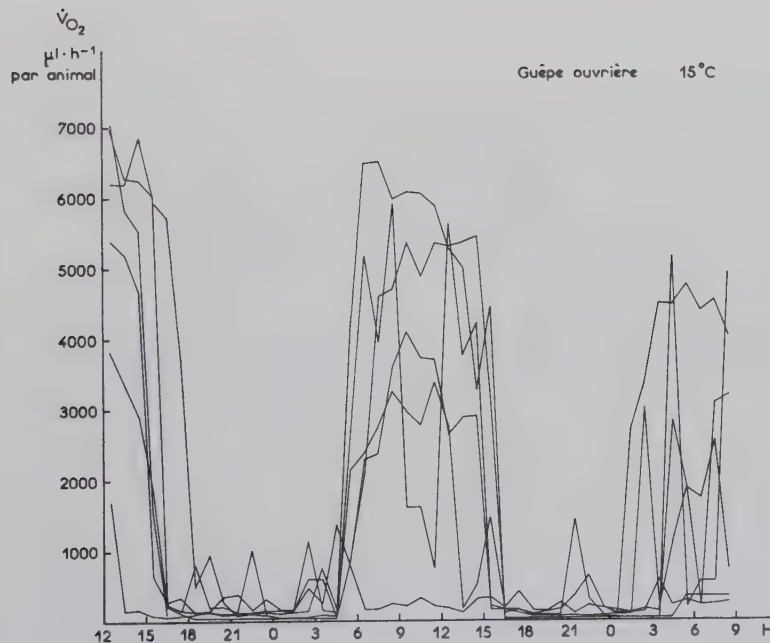


Fig. 69 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 15°C de 6 guêpes ouvrières isolées.

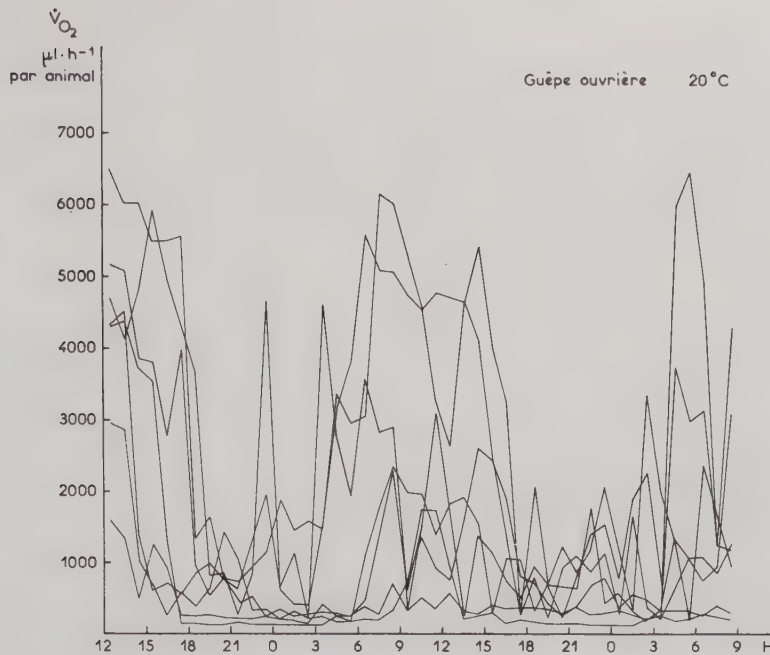


Fig. 70 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 20°C de 7 guêpes ouvrières isolées.

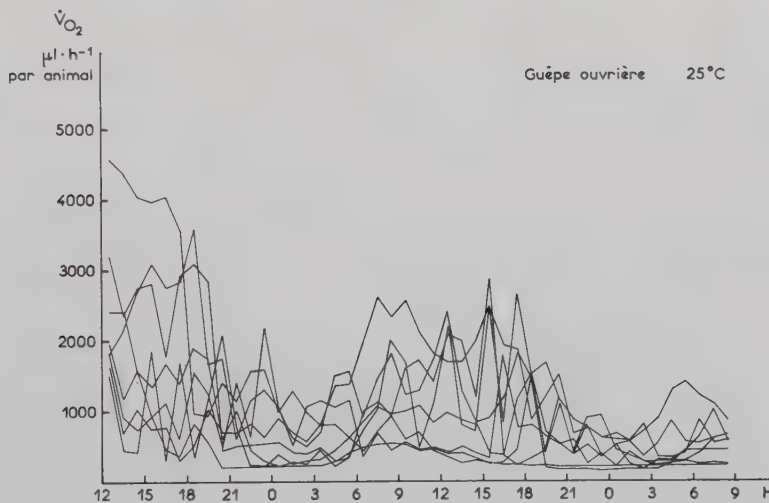


Fig. 71 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 25°C de 8 guêpes ouvrières isolées.

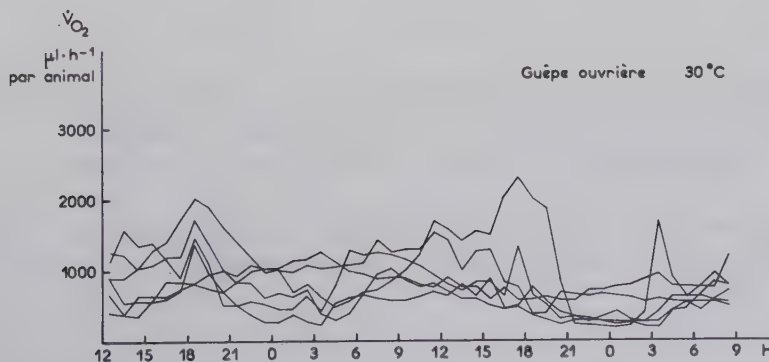


Fig. 72 - Evolution en fonction du temps de la consommation d'oxygène à 30°C de 6 guêpes ouvrières isolées.

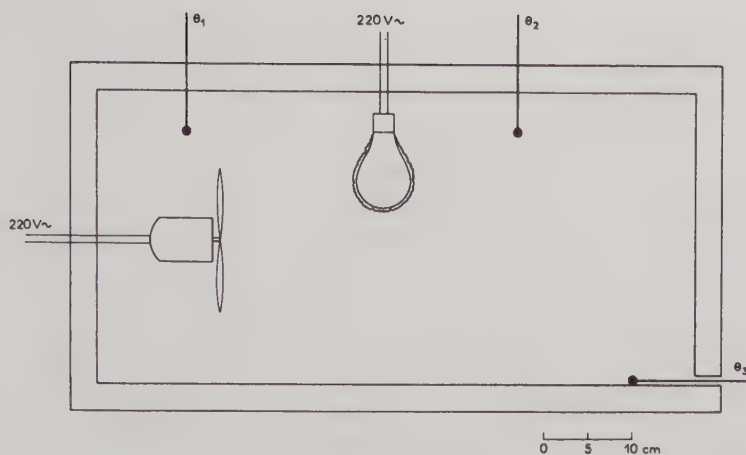


Fig. 73 - Ruche d'expérience servant à la détermination de la puissance de chauffe d'une ruche.

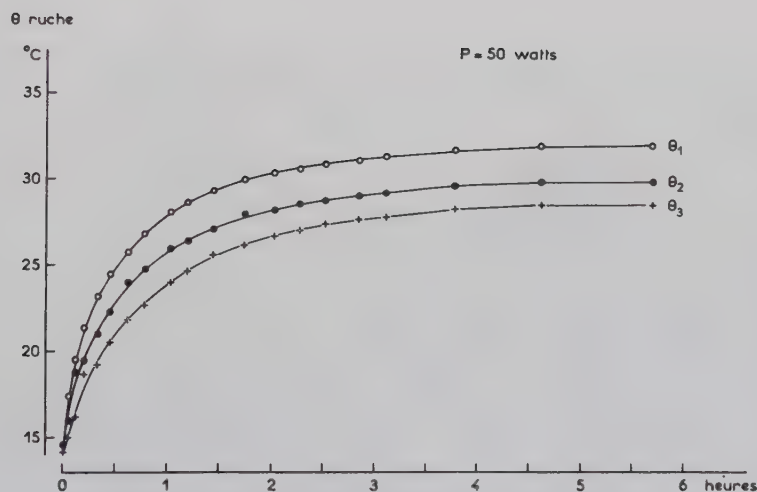


Fig. 74 - Evolution de la température dans une ruche d'expérience vide. θ_1 , θ_2 , θ_3 sont les températures relevées en trois endroits différents de la ruche (cf. fig. 73).

Puissance de chauffe utilisée: 50 watts

θ_e : température extérieure = $15 \pm 0,1^\circ\text{C}$

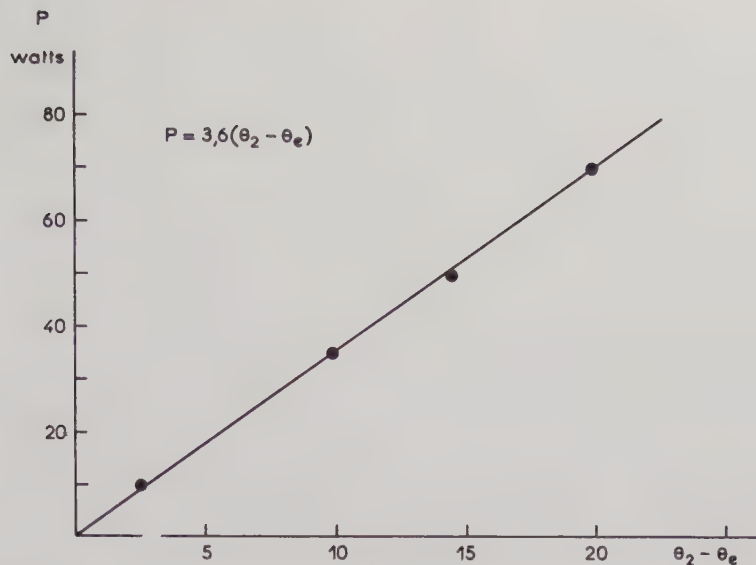


Fig. 75 - Relation entre la puissance de chauffe et le gradient thermique entre l'intérieur et l'extérieur de la ruche d'expérience au moment de l'équilibre thermique.
Température intérieure choisie: θ_2

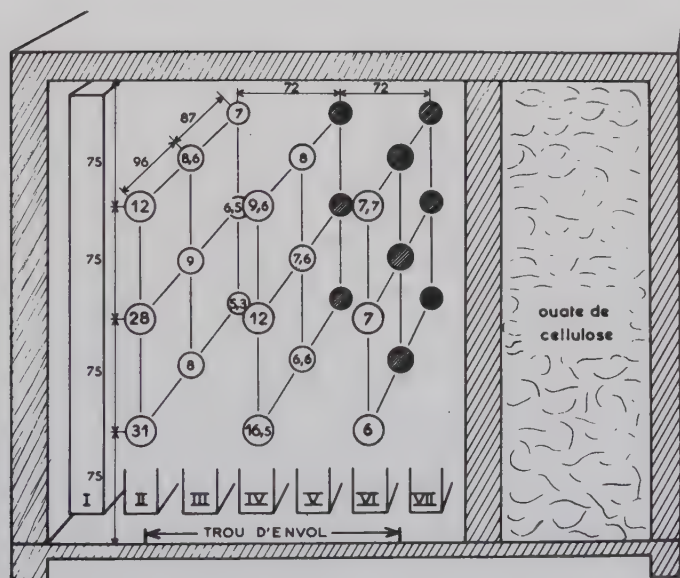


Fig. 76 - Topographie thermique d'une ruche en hiver, reconstruite d'après les données de HESS (1926).

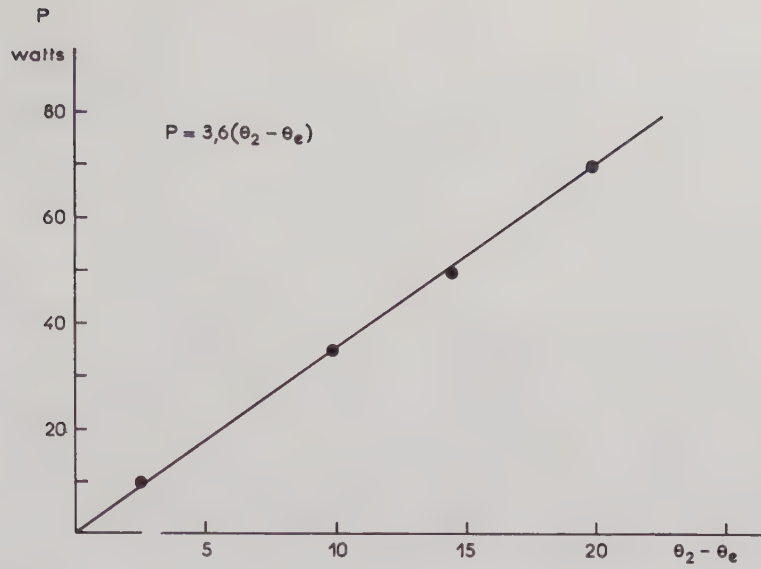


Fig. 75 - Relation entre la puissance de chauffe et le gradient thermique entre l'intérieur et l'extérieur de la ruche d'expérience au moment de l'équilibre thermique.
Température intérieure choisie: θ_2

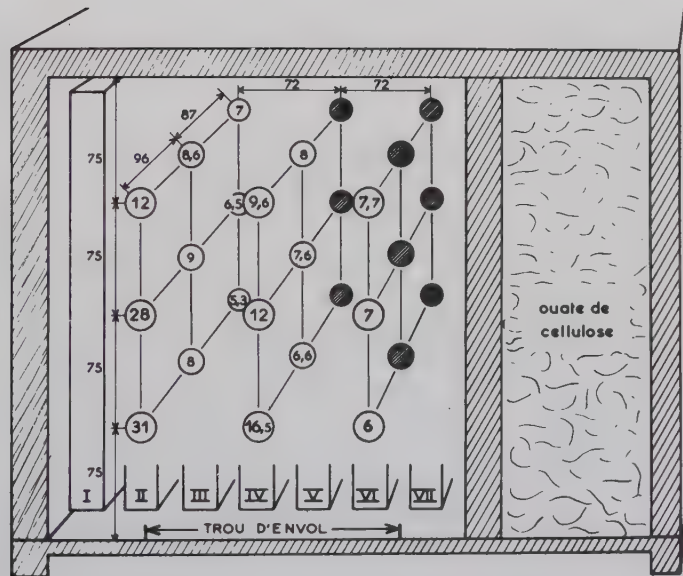


Fig. 76 - Topographie thermique d'une ruche en hiver, reconstruite d'après les données de HESS (1926).

B I B L I O G R A P H I E

Note explicative: Les références des auteurs cités dans le texte sont affectées d'un numéro. Ceux-ci sont ordonnés de 1 à n depuis le premier auteur cité jusqu'au dernier auteur cité. Un auteur étant cité plusieurs fois est repéré par différents numéros.

ALLEN, M.D. (1959a) (143, 150, 151, 152, 174, 177, 301).

Respiration rates of worker honeybees of different ages and at different temperatures.

J. exp. Biol., 36, 92-101.

ALLEN, M.D. (1959b) (280).

The "shaking" of worker honeybees by other workers.

Animal Behav., 7, 233-240.

ALLEN, M.D. (1959c) (287).

Respiration rates of larvae of drone and worker honeybees, Apis mellifera.

J. Econom. Entomol., 52, 399-402.

ASCHOFF, J. (1960) (168).

Exogenous and endogenous components in circadian rhythms, pp. 11-28, in:

Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology, Vol. XXV - Biological Clocks, 524 pp., The Biological Laboratory édit., Cold Spring Harbor, N.Y.

ASCHOFF, J., KLOTTER, K. et WEVER, R. (1965) (80).

Circadian vocabulary, pp. x-xix, in:

ASCHOFF, J., Circadian Clocks. 1 vol., 479 pp., North-Holland Publishing Company édit., Amsterdam.

ASCHOFF, J. (1965) (111).

Circadian Clocks.

Proceedings of the Feldafig Summer School, 7-18 Sept. 1964, 1 vol., 479 pp., North-Holland Publishing Company édit., Amsterdam.

BARCROFT, J. (1908) (33).

Differential method of blood-gas analysis.

J. Physiol. (London), 37, 12-24.

BARTHOLOMEW, G.A. et HUDSON, J.W. (1962) (435).

Hibernation, estivation, temperature regulation evaporative water loss, and heart rate of the pigmy possum Cercatus nanus

Physiol. Zool., 35, 94-107.

BARTHOLOMEW, G.A. et TUCKER, V.A. (1964) (420, 470).

Size, body temperature, thermal conductance, oxygen consumption, and heart rate in Australian varanid lizards.

Physiol. Zool., 37, 341-354.

BENNET-CLARK, T.A. (1932) (43, 68).

A method for automatically recording the oxygen intake of living tissues.

Sci. Proc. Royal Dublin Soc., 20, 281-291.

BERLAND, L. (1958) (241, 244).

Atlas des Hyménoptères de France, Belgique et Suisse.

Tome II, 184 pp., Boubée édit., Paris.

BERNARD, F. (1951a) (474).

Anatomie et physiologie (Hyménoptéroïdes), pp. 773-820, in:

GRASSE, P.P., Traité de Zoologie, Tome X, 1er Fascicule, 975 pp., Masson édit., Paris.

BERNARD, F. (1951b) (237).

Superfamille des Apoïdea ou Abeilles, pp. 1198-1276, in:

GRASSE, P.P., Traité de Zoologie, Tome X, 2ème Fascicule, 1948 pp., Masson édit., Paris.

BOGERT, C.M. (1949) (416, 417).

Thermoregulation in reptiles, a factor of evolution.

Evolution, 3, 195-211.

BRAMANTE, P.O. (1959) (Tabl. I).

Apparatus for automatically recording oxygen consumption, respiratory movements and activity of small animals.

J. Appl. Physiol., 14, 1063-1065.

BRINER, E., HAEFLI, R. et PAILLARD, H. (1937) (91, 92).

Sur la production de l'ozone par l'électrolyse. Electrolyse à basse température.

Helv. Chem. Acta, 20, 1510-1523.

- BRODY, S. (1945) (3, 7, 127, 155, 171, 183, 205, 466, 467).
Bioenergetics and growth.
1 vol., 1023 pp., Reinhold Publishing Corporation édit.,
New York.
- BROWN, F.A. (1954) (Tabl. I).
A simple, automatic, continuous-recording respirometer.
Rev. Sci. Instr., 25, 415-417.
- BRÜCK, K. et WÜNNENBERG, W. (1966) (457).
Beziehung zwischen Thermogenese in "braunen" Fettgewebe,
Temperatur in cervicalen Anteil des Vertebralkanals und
Kältezittern.
Pflügers Arch. ges. Physiol., 290, 167-183.
- BRUMANN, F. (1928) (295).
Luftzirkulation im Bienenstock.
Z. vergl. Physiol., 8, 366-370.
- BÜDEL, A. (1949a) (302, 315, 327, 328, 337).
Der Wasserdampfhaushalt im Bienenstock.
Z. vergl. Physiol., 31, 249-273.
- BÜDEL, A. (1949b) (365).
Das Bienenvolk im Winter.
Leipz. Bienenztg., 63, 192-193.
- BÜDEL, A. (1955) (341).
Schwankungen der Lufttemperatur in der Wabengasse eines
brütenden Bienenvolkes.
Z. Bienenforsch., 3, 88-92.
- BÜNNING, F. (1958) (112).
Die physiologische Uhr.
1 vol., 105 pp., Springer édit., Berlin.

BURTON, A.C. et EDHOLM, O.G. (1955) (472).

Man in a cold environment.

1 vol., 273 pp., Arnold édit., London.

CANNON, W.B. (1946) (476).

La sagesse du corps (traduit de l'anglais par Z.M. BACQ).

1 vol., 267 pp., Nouvelle Revue Critique édit., Paris.

CAPRARO, V. (1953) (18, 23, 28, 56).

A new method of measuring O_2 consumed in the metabolism of small animals.

Nature (London), 172, 815.

CHAUVIN, R. (1954) (252).

Aspects sociaux des grandes fonctions chez l'abeille. La théorie du superorganisme.

Insectes Sociaux, 1, 123-129.

CHAUVIN, R. (1961) (194).

Le comportement social chez les animaux.

1 vol., 169 pp., Presses Universitaires de France édit., Paris.

CHAUVIN, R. (1963a) (254, 263).

Les Sociétés Animales.

1 vol., 357 pp., Plon édit., Paris.

CHAUVIN, R. (1963b) (98, 334).

Essais d'enregistrement simultané des principaux phénomènes de la vie d'une ruche.

Ann. I.N.R.A., Série Cbis, Ann. Abeille, 6, 167-183.

CHEW, R.M., LINDBERG, R.G. et HAYDEN, P. (1965) (105, 437, 439).

Circadian rhythm of metabolic rate in pocket mice.

J. Mammal., 46, 477-494.

CLINE, W.H. et WATTS, D.T. (1966) (Tabl. I).

An automated basal metabolism apparatus for small animals.
Proc. Soc. exper. Biol. Med., 122, 1264-1265.

COLD SPRING HARBOR SYMPOSIA ON QUANTITATIVE BIOLOGY (1960) (109).

Volume XXV - Biological Clocks.

524 pp., The Biological Laboratory édit., Cold Spring Harbor,
New York.

CORKINS, C.L. (1930) (351, 360).

The metabolism of the honeybee colony during winter.
Univ. Wyoming Agric. exper. Station, No 175, 1-53.

DE BOER, S.P. (1929) (45).

Respiration of Phytomyces.
Rec. Trav. Bot. Neerl., 25, 117-329.

DE GROOT, A.P. (1953) (173, 178, 179, 182).

Protein and amino acid requirements of the honeybee
(Apis mellifica L.).
Physiol. Comp. Oecol., 3, 197-285.

DEMUTH, G.S. (1926) (259, 407).

Duration of life of the worker honeybee.
Glean. Bee Cult., 54, 106.

DeWITT, C.B. (1967) (419).

Precision of thermoregulation and its relation to environ-
mental factors in the desert Iguana, Dipsosaurus dorsalis.
Physiol. Zool., 40, 49-66.

DIXON, M. (1943) (62).

Manometric methods as applied to the measurement of cell
respiration and other processes.
1 vol., 155 pp., Cambridge University Press édit., Cambridge.

DIXON, W. et MASSEY, F.J. (1957)

Introduction to statistical analysis.

1 vol., 488 pp., McGraw-Hill Book Company édit., New York.

DOFLEIN, F. (1914) (289).

Tierbau und Tierleben. Vol. II. Das Tier als Glied des Naturganzen.

960 pp., Teubner édit., Leipzig.

DONTCHEFF, L. et KAYSER, Ch. (1934) (271).

Le rythme saisonnier du métabolisme de base chez le pigeon en fonction de la température moyenne du milieu.

Ann. Physiol. Physicochim. biol., 10, 285-300.

DURYEE, W.R. (1936) (40).

A modified microrespirometer.

Z. vergl. Physiol., 23, 208-213.

EDWARDS, G.A. (1953) (197, 224).

Respiratory metabolism, pp. 96-146, in:

ROEDER, K.D., Insect Physiology, 1 vol., 1100 pp., Willey édit., New York.

EISENTRAUT, M. (1934) (428).

Der Winterschlaf der Fledermäuse mit besonderer Berücksichtigung der Wärmeregulation.

Z. Morphol. Ökol. Tiere, 29, 231-267.

EMERSON, A.E. (1952) (252).

The superorganismic aspect of society.

Coll. Intern. C.N.R.S., 34, 333-353.

ESCH, H. (1950) (380, 381, 382, 383, 389, 410, 412, 414, 446, 447).

Über die Körpertemperaturen und den Wärmehaushalt von Apis mellifica.

Z. vergl. Physiol., 43, 305-335.

ESCH, H. (1964) (449).

Über den Zusammenhang zwischen Temperatur, Aktionspotentialen und Thoraxbewegungen bei der Honigbiene (Apis mellifica).

Z. vergl. Physiol., 48, 547-551.

FARRAR, C.L. (1943) (373, 377, 386).

Gleanings Bee Culture, 71, 513

(cité par SIMPSON, J. (1961)).

FENN, W.O. (1927) (39).

The gas exchange of nerve during stimulation.

Amer. J. Physiol., 80, 327-346.

FENN, W.O. (1928) (39).

A new method for the simultaneous determination of minute amount of carbon dioxide and oxygen.

Amer. J. Physiol., 84, 110-118.

FERNANDES, D.S. (1923) (44).

Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von Pisum sativum.

Rec. Trav. Bot. Neerl., 20, 103-256.

FIELD, J.2nd, BELDING, H.S. et MARTIN, A.W. (1939) (266).

An analysis of the relation between basal metabolism and summated tissues respiration in the rat.

J. cell. comp. Physiol., 14, 143-157.

FISCHER, F. et MASSENEZ, K. (1907) (82).

Über die Darstellung von Ozon durch Electrolyse.

Z. Anorg. Chem., 52, 202-255.

FISCHER, F. et BENDIXSOHN, K. (1909a) (89).

Über die Ozonbildung an ruhenden Strichanoden.

Z. Anorg. Chem., 61, 153-180.

FISCHER, F. et BENDIXSOHN, K. (1909b) (90).

Über die Ozonbildung an ratierenden Anoden.

Z. Anorg. Chem., 61, 3-39.

FOURCHE, J. (1964) (49).

Un respiromètre électrolytique pour l'étude des pupes isolées de drosophiles.

Bull. Biol. Franc. Belg., 98, 475-489.

FREE, J.B. et SIMPSON, J. (1963) (355).

The respiratory metabolism of the honeybee colonies at low temperatures.

Ent. exp. appl., 6, 234-238.

FREE, J.B. et SPENCER-BOOTH, Y. (1958) (140, 185, 186, 187, 192, 204, 207, 208, 227, 230, 233, 255, 440).

Observations on the temperature regulation and food consumption of honeybees (Apis mellifica).

J. exp. Biol., 35, 930-937.

FREE, J.B. et SPENCER-BOOTH, Y. (1959) (260, 408).

The longevity of workers honeybees (Apis mellifera).

Proc. royal entomol. Soc. London, Ser. A, 34, 141-150.

FREE, J.B. et SPENCER-BOOTH, Y. (1960) (107, 375, 404).

Chill coma and cold death temperatures of Apis mellifera.

Entomol. exper. appl., 3, 222-230.

FRISCH, K.von (1953) (262, 283).

Aus dem Leben der Bienen.

1 vol., 159 pp., Springer édit., Berlin.

FRISCH, K.von et JANDER, R. (1957) (279).

Über den Schwänzeltanz der Bienen.

Z. vergl. Physiol., 40, 239-263.

GATES, B.N. (1914) (357).

The temperature of the bee colony.

Bull. U.S. Departm. Agriculture, No 96

GIAJA, J. (1933) (126, 270).

L'homéothermie.

Actual. Scient. Industr., No 576, 68 pp., Hermann édit., Paris.

GODFREY, G.K. (1966) (434).

Daily torpor in the marsupial mouse Sminthopsis larapinta (Spencer).

Nature, 212, 1248-1249.

GOETZE, G. (1943) (251).

Das Bienenvolk als psycho-physische Einheit.

Antrittsvorlesungen der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn a. Rh., No 20, 16 pp.

GRASSE, P.P. (1946) (195).

Sociétés animales et effets de groupe.

Experientia, 2, 77-82.

GRASSE, P.P. et CHAUVIN, R. (1944) (261).

L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes.

Revue Scient., 7, 461-464.

GUBIN, A.F. et SMARAGDOVA, N.P. (1946) (214, 222).

Effects of oxygen deficiency, bees.

Zool. Zhur., 25, 329-338.

HABEREY, P. (1960) (442).

Contribution à l'étude des bilans thermiques de quelques homéothermes d'origine saharienne.

Thèse présentée pour le Doctorat en Médecine, Strasbourg.

HALBERG, F. et REINBERG, A. (1967) (104).

Rythmes circadiens et rythmes de basses fréquences en physiologie humaine.

J. Physiol. (Paris), 59, 117-200.

HALLUND, V. (1956) (175, 176).

Nord. Botidskr., 8, 106

(cité par SIMPSON, J. (1961)).

HAMMEL, H.T., CALDWELL, F.T.jr. et ABRAMS, R.M. (1967) (422).

Regulations of body temperature in the blue-tongued lizard.

Science, 156, 1260-1262.

HARDY, J.D. (1961) (423, 450).

Physiology of temperature regulation.

Physiol. Rev., 41, 521-606.

HARKER, J. (1964) (110).

The physiology of diurnal rhythms.

1 vol., 114 pp., Cambridge University Press édit., Cambridge.

HART, J.S. (1962) (445).

Heat production mechanisms.

Proc. Internat. Union Physiol. Sci., Vol. I, XXII Internat. Congress Leiden, Lectures and Symposia, Part I, Lectures, Symposia I-X, 398-402.

HAYWARD, J.S. et BALL, E.G. (1966) (456).

Quantitative aspects of brown adipose tissue thermogenesis during arousal from hibernation.

Biol. Bull., 131, 94-103.

HAYWARD, J.S., LYMAN, C.P. et TAYLOR, C.R. (1965) (455).

The possible role of brown fat as a source of heat during arousal from hibernation.

Ann. New York Acad. Sci., 131, 441-446.

HAYWARD, J.S., NORDAN, H.C. et WOOD, A.J. (1963) (20, 25, 54).

A simple electrolytic respirometer for small animals.

Canad. J. Zool., 41, 63-68.

HAZELHOFF, E.H. (1954) (296, 305, 306, 310, 312, 319, 322, 323, 331, 339).

Ventilation in a bee-hive during summer.

Physiol. comp. oecol., 3, 343-364.

HEIM, T. et HULL, D. (1966) (458).

The effect of propanalol on the calorogenic response in brown adipose tissue of new-born rabbits to catecholamines, glucagon, corticotrophin and cold exposure.

J. Physiol. (London), 187, 271-283.

HEMMINGSSEN, A.H. (1960) (397).

Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces and its evolution.

Reports of the Steno Memorial Hospital and the Nordisk Insulinlaboratorium (Danemark), Vol. 9, 2e partie, 1-110.

HERAN, H. (1952) (413, 461).

Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (Apis mellifica) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung strahlender Wärme.

Z. vergl. Physiol., 34, 179-206.

HERREID, C.F. (1963) (429).

Metabolism of the Mexican free-tailed bat.

J. cell. comp. Physiol., 61, 201-207.

HERTER, K. (1962) (430).

Über Temperaturregulierung und Aktivitätsrhythmik bei den Igeltanrek "Echinops telfari" Martin.

Zool. Beitr., 7, 239-292.

HERTER, K. (1964) (431).

Untersuchungen an lebenden Borstenigeln (Tenraecinae).
4. Über das Verhalten und die Aktivitätsrhythmik eines Setifer setosus in Gefangenschaft.

Zool. Beitr., 10, 161-187.

HERZFELD, C.M. (1963) (424).

Temperature. Its measurement and control in Science and Industry.

Vol. 3, Part 3, 683 pp., Biology and Medicine, edit. by HARDY, J.D.

Reinhold Publishing Corporation édit., New York.

HESS, W.R. (1926) (169, 275, 343, 345, 363, 366, 367, 371, 384, 388, 401, 402, 403).

Temperaturregulierung in Bienenvolk.

Z. vergl. Physiol., 4, 465-487.

HEUSNER, A. (1955) (13, 231).

Technique de mesure de courte durée de la consommation d'oxygène et de l'activité du rat. Etude critique du circuit de Benedict.

C. R. Soc. Biol., 149, 2254-2257.

HEUSNER, A. (1963) (15, 32, 76, 78, 95, 97, 203, 232, 268).

Analyse de la variation nycthémérale du métabolisme énergétique chez le rat blanc.

Thèse présentée pour le Doctorat d'Etat ès Sciences, Strasbourg.

HEUSNER, A. (1964) (58).

Un microrespiromètre enregistreur.

Annales de l'A.C.F.A.S., 31.

HEUSNER, A. (1968) (59, 65).

Long-term numerical recording of small oxygen consumption under sterile conditions.

(à paraître).

HEUSNER, A., KAYSER, Ch., MARX, Ch., STUSSI, T. et HARMELIN, M.L. (1963) (463).

Relation entre le poids et la consommation d'oxygène. II. Etude intraspécifique chez le poisson.

C. R. Soc. Biol., 157, 654-657.

HEUSNER, A. et MARX, Ch.H. (1962) (14, 77, 96).

Technique pour enregistrer pendant de longues périodes les volumes d'oxygène consommés en trois minutes par le Rat.

Arch. Sci. Physiol., 16, 31-38.

HEUSNER, A., ROBERTS, J. et SMITH, R.E. (1967) (73).

Long term recording of oxygen consumption in the deer mouse (Peromyscus maniculatus sonoriensis).

Science (à paraître).

HEUSNER, A. et ROTH, M. (1962) (121).

Consommation d'oxygène de l'abeille à différentes températures.

C. R. Acad. Sci., Groupe 12, 256, 284-285.

HEUSNER, A. et RUHLAND, M.L. (1959) (51).

Dispositif permettant l'enregistrement simultané de la consommation d'oxygène et de l'activité chez des poissons de petite taille.

J. Physiol. (Paris), 51, 580.

HEUSNER, A. et STUSSI, Th. (1964) (2, 100, 103, 121, 124, 125, 128, 129, 256).

Métabolisme énergétique de l'abeille isolée: son rôle dans la thermorégulation de la ruche.

Insectes Sociaux, 11, 239-266.

HEUSNER, A., STUSSI, Th. et DREYFUS, E. (1965) (16, 21, 30, 31, 50, 53, 60, 61, 64, 67, 70, 71, 72, 79, 81).

Application de la coulométrie à la mesure de la consommation d'oxygène.

Med. Electron. Biol. Engng, 3, 39-56.

HEUSNER, A., STUSSI, Th., DREYFUS, E. et KAYSER, Ch. (1964) (12, 52, 66).

Application de la coulométrie à l'enregistrement de la consommation d'oxygène de mammifères en hibernation.

Rev. Canad. Biol., 23, 489-496.

HEUSNER, A. et ZAHND, J.P. (1963) (469).

Etude de la consommation d'oxygène de l'embryon de poulet au cours du cycle nycthémeral.

C. R. Soc. Biol., 157, 1498-1501.

HILDWEIN, G. (1964) (432).

Evolution saisonnière de la thermorégulation chez le Tenrec (Centetes ecaudatus).

C. R. Soc. Biol., 158, 1137-1140.

HILL, J.R. (1959) (74).

The oxygen consumption of newborn and adult mammals, its dependence on the oxygen tension in the inspired air and on the environmental temperature.

J. Physiol. (London), 149, 346-373.

HIMMER, A. (1926) (344, 354, 359, 372, 385).

Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. I. Die Wärme im nicht brütenden Wintervolk.

Erlanger Jahrb. f. Bienenkunde, 4, 1-49.

HIMMER, A. (1927a) (288).

Der soziale Wärmehaushalt der Honigbiene. II. Die Wärme der Bienenbrut.

Erlanger Jahrb. f. Bienenkunde, 5, 1-32.

HIMMER, A. (1927b) (235, 242).

Ein Beitrag zur Kenntnis des Wärmehaushalts im Nestbau sozialer Hautflügler.

Z. vergl. Physiol., 5, 375-389.

HIMMER, A. (1931) (243).

Über die Wärme im Hornissennest (Vespa Crabro).

Z. vergl. Physiol., 13, 748-761.

HUBER, F. (1814) (274, 290, 291, 292, 293, 294, 303).

Nouvelles observations sur les abeilles.

Tome II, 2e édit., 479 pp., Paschoud édit., Paris.

HUEBNER, J. (1921) (251).

Das Bienenvolk, kein Thierstaat, kein Organismus.
1 vol., 95 pp., Hübner édit., Tannwald (Silésie).

HUSTON, M.J. et MARTIN, A.W. (1954) (267).

Rate of respiration of tissues in contact with oxygen.
Proc. Soc. exper. Biol. Med., 86, 103-107.

HUTCHISON, V.H., DOWLING, H.G. and VINEGAR, A. (1966) (421).

Thermoregulation in a brooding female Indian Python,
Python molurus bivittatus.
Science, 151, 694-695.

JAY, S.C. (1961) (265).

Laboratory rearing and life history studies of the honey
bee.

A lecture given to the Central Association, published by the
Central Association of Bee Keepers, December 1961, p. 1-10,
Ilford, Essex.

JEANNEL, R. (1949) (473).

Les insectes fossiles, pp. 19-85, in:

GRASSE P.P., Traité de Zoologie, Tome 9, 1117 pp., Masson
édit., Paris.

JOHANSEN, K. et KROG, J. (1959) (438).

Diurnal body temperature variations and hibernation in the
birch-mouse, Sicista betulina.

Amer. J. Physiol., 196, 1200-1201.

JONGBLOED, J. et WIERSMA, C.A.G. (1935) (149, 150, 167).

Der Stoffwechsel der Honigbiene während des Fliegens.
Z. vergl. Physiol., 21, 519-533.

JOSIEN, M.L. et SOURISSEAU, G. (1960) (85).

Ozone, pp. 245-312, in:

PASCAL, P., Nouveau traité de Chimie minérale. Vol. XIII,
1126 pp., 1er fascicule, Masson édit., Paris.

KAYSER, Ch. (1950) (394, 465).

Le problème de la loi des tailles et de la loi des surfaces tel qu'il apparaît dans l'étude de la calorification des batraciens et reptiles et des mammifères hibernants.

Arch. Sci. Physiol., 4, 361-378.

KAYSER, Ch. (1961) (272, 393).

The physiology of natural hibernation.

1 vol., 325 pp., Pergamon Press édit., Oxford.

KAYSER, Ch. (1963) (5, 6, 156, 196, 206).

Bioénergétique, Chapitre I, pp. 51-125, in:

KAYSER, Ch., Physiologie, Tome I, 958 pp., Flammarion édit., Paris.

KAYSER, Ch. (1964) (395, 396, 398, 399, 400).

La dépense d'énergie des mammifères en hibernation.

Arch. Sci. Physiol., 18, 137-150.

KAYSER, Ch. (1967) (427).

Evolution de l'homéothermie incomplète, pp. 285-323 in:

Les Concepts de Claude Bernard sur le Milieu Intérieur, Vol. 2, Masson édit., Paris.

KAYSER, Ch. et HEUSNER, A. (1964) (172).

Etude comparative du métabolisme énergétique dans la série animale.

J. Physiol. (Paris), 56, 489-524.

KEISTER, M. et BUCK, J. (1964) (8, 9).

Respiration: some exogenous and endogenous effects on rate of respiration, pp. 617-658 in:

ROCKSTEIN, M., The Physiology of Insecta, Vol. III, 692 pp., Academic Press édit., New York.

KIECHLE, H. (1961) (326, 333, 335).

Die soziale Regulation der Wassersammeltätigkeit im Bienenstaat und deren physiologische Grundlage.

Z. vergl. Physiol., 45, 154-192.

KLEIBER, M. (1961) (4).

The fire of life.

1 vol., 454 pp., Wiley édit., New York.

KLEIN, J. (1906) (247, 250).

Biologie und Physiologie der Biene, pp. 154-180 in:

WITZGALL, J., Das Buch von der Biene, 1 vol., 542 pp., Ulmer édit., Stuttgart.

KOHLRAUSCH, F. (1935) (86).

Praktische Physik.

1 vol., 958 pp., Teubner édit., Leipzig.

KOPPEL, I. (1934) (330).

Chemiker-Kalender.

1 vol., 622 pp., Springer édit., Berlin.

KOSMIN, H.P., ALPATOV, W.W. et RESNITSCHENKO, N.S. (1932) (133, 136, 139, 148, 153, 157, 160, 162, 165).

Zur Kenntnis des Gaswechsels und des Energieverbrauchs der Biene in Beziehung zu deren Aktivität.

Z. vergl. Physiol., 17, 408-422.

KRÜGER, F. (1935) (35).

Ein neuer Mikro-Respirationsapparat zur fortlaufenden manometrischen Bestimmung des respiratorischen Quotient.

Z. vergl. Physiol., 21, 249-266.

LAVIE P. (1954) (362).

L'enregistrement thermique continu dans les populations d' "Apis mellifica" au cours de l'hivernage.

Insectes Sociaux, 1, 39-48.

LAVOISIER, A.L. (1893) (249).

Oeuvres publiées par les soins de S. Exc. le Ministre de l'Instruction Publique et des Cultes (Editées par J.B. DUMAS, E. GRIMAUX et F.A. FOUQUE). Imprimerie Impériale; Imprimerie Nationale et A. Michel, Paris.

Tome VI. Rapports à l'Académie. Notes et rapports divers. Economie Politique. Agriculture et Finances. Commission des Poids et Mesures.

LE BIGOT, L. (1953) (297, 304, 307, 309, 311, 314).

Les particularités de l'atmosphère interne des ruches.

L'Apiculteur (Section Scientifique), 12, 39-43.

LECOMPTE, J. (1950) (184).

Sur le déterminisme de la formation de la grappe chez les abeilles.

Z. vergl. Physiol., 32, 499-506.

LENSKY, Y. (1964a) (320).

L'économie de liquides chez les abeilles aux températures élevées.

Insectes Sociaux, 11, 207-222.

LENSKY, Y. (1964b) (321).

Comportement d'une colonie d'abeilles à des températures extrêmes.

J. Ins. Physiol., 10, 1-12.

LINDAUER, M. (1951) (316, 324).

Die Temperaturregulierung der Bienen bei Stocküberhitzung. Naturwissenschaften, 38, 308-309.

LINDAUER, M. (1952) (276).

Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat.

Z. vergl. Physiol., 34, 299-345.

LINDAUER, M. (1954) (317, 325).

Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat.

Z. vergl. Physiol., 36, 391-432.

LISON, L. (1958).

Statistique appliquée à la biologie expérimentale.
1 vol., 346 pp., Gauthier-Villars édit., Paris.

LOTMAR, R. (1951) (181).

Gewichtsbestimmungen bei gesunden und noseemakranken
Bienen. Ein Beitrag zum Problem des Stoffwechsels und
Wasserhaushaltes.

Z. vergl. Physiol., 33, 195-206.

LOWE, C.H., HINDS, D.S., LARDNER, P.J. et JUSTICE, K.E. (1967)
(113).

Natural free-running period in vertebrate animal populations.
Science, 156, 531-534.

MACFADYEN, A. (1961) (48).

A new system for continuous respirometry of small air
breathing unvertebrates under near normal conditions.

J. exp. Biol., 38, 323-341.

MARX, Ch.H. (1955) (418, 426, 471).

Discussion: VIAUD G., Le thermopréférendum et les thermo-
tropismes.

Arch. Sci. Physiol., 9, C43-C45.

MATHIS, M. (1947) (1, 102).

Le peuple des abeilles.

Collection "Que sais-je?" No 6, 135 pp., Presses Univer-
sitaires de France édit., Paris.

McNAB, B.K. (1963) (269).

A model of the energy budget of a wild mouse.

Ecology, 44, 521-532.

MELAMPY, R.M. et WILLIS, E.R. (1939) (286).

Respiratory metabolism during larval and pupal development
of the female honeybee (Apis mellifica L.)

Physiol. Zool., 12, 302-311.

MILNER, R.D. et DEMUTH, G.S. (1921) (353, 359).

Heat production of honeybees in winter.

U.S. Dept. Agricult. No 988, 1-18.

MORRISON, P.R. (1947) (75).

An automatic apparatus for the determination of oxygen consumption.

J. biol. Chem., 169, 667-679.

MORRISON, P.R. (1951) (Tabl. I).

An automatic manometric respirometer.

Rev. Sci. Instr., 22, 264-267.

MORRISON, P. et McNAB, B.K. (1962) (433).

Daily torpor in a Brazilian murine opossum (Marmosa).

Comp. Biochem. Physiol., 6, 57-68.

MOYAT, P. (1957) (19, 24, 29, 57).

Über den Einfluss von Licht und Aktivität auf endogene Stoffwechselrhythmen bei Kleinsäugetern und Vögeln.

Z. vergl. Physiol., 40, 397-414.

PARHON, M. (1909) (130, 134, 146, 225).

Les échanges nutritifs chez les abeilles pendant les quatre saisons.

Ann. Sci. Natur., Série Zoologie, 9, 1-58.

PEARSON, P.O. (1947) (441).

The rate of metabolism of some small mammals.

Ecology, 28, 127-145.

PENCE, R.J., CHAMBERS, R.D. et VIRAY, M.S. (1963) (101).

"Psychogenetic stress" and autointoxication in the honey-bee.

Nature, 200, 930-932.

PHILLIPS, E.F. (1946) (409).

Temperature and length of life of bees.

Bee World, 9, 73-74.

PHILLIPS, E.F. et DEMUTH, G.S. (1914) (346, 356, 366, 376, 391, 392).

The temperature of the honeybee cluster in winter.

Bull. U.S. Depart. Agricult., No 93, 1-16.

PIVETEAU, J. (1955) (475).

Les Mammifères mesozoïques, pp. 27-46 in:

GRASSE, P.P., Traité de Zoologie, Tome 17, 1er Fascicule, 1170 pp., Masson édit., Paris.

POTTER, E.C. (1961) (41, 82, 84, 93).

Electrochemistry: Principles and application.

1 vol., 418 pp., Cleaver-Hume édit., London.

PRECHT, H., CHRISTOPHERSEN, J. et HENSEL, H. (1955) (123).

Temperatur und Leben.

1 vol., 514 pp., Springer édit., Berlin.

REAUMUR, R.A.F. de (1740) (248, 342, 356).

Mémoires pour servir à l'histoire des insectes.

Tome V, 13ème Mémoire, Imprimerie Royale, Paris.

REGNAULT, V. et REISET, J. (1849) (11).

Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes.

Ann. Chim. Phys., 3e série, 26, 299-520.

REIDENBACH, R. (1919) (352, 354).

Über den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäure und Wasserausscheidung bei der Atmung der Bienen mit besonderer Berücksichtigung der Untersuchungen Parhons.

Pfälzische Bienenzeitung, 60e année, 94.

RIBBANDS, C.R. (1953) (370).

The behaviour and social life of honeybees.

Bee Research Association, London.

(cit  par SIMPSON, J. (1961)).

ROCKSTEIN, M. (1964-65) (460).

The Physiology of Insecta

Vol. 1, 1964, 640 pp., Vol. 2, 1965, 905 pp.,

Vol. 3, 1964, 692 pp., Academic Press  dit., New York.

ROMANOFF, A.L. (1960) (468).

The avian embryo. Structural and functional development.

1 vol., 1305 pp., Macmillan  dit., New York.

R SCH, G.A. (1925) (99, 180, 257, 258, 406).

Untersuchungen  ber die Arbeitsteilung im Bienenstaat.

I. Teil: Die T tigkeiten im normalen Bienenstaate und ihre Beziehung zum Alter der Arbeitsbienen.

Z. vergl. Physiol., 6, 571-631.

ROTH, M. (1964) (141, 144, 163, 180, 190, 209, 211, 216, 228).

Adaptation de la thermog n se   la temp rature ambiante et effet d' conomie thermique du groupe chez l'abeille (Apis mellifica L.).

C. R. Acad. Sci., Groupe 12, 258, 5534-5537.

ROTH, M. (1965) (142, 145, 164, 189, 191, 193, 201, 210, 212, 213, 217, 219, 229).

La production de chaleur chez Apis mellifica L.

Ann. I.N.R.A., S rie Cbis, Ann. Abeille, 3, 5-77.

SARTRE, J.P. (1954).

R flexions sur la question juive (p. 20).

1 vol., 185 pp., Gallinard  dit., Paris.

SCHELLING, H. von (1954) (443).

Mathematical deduction from empirical relations between metabolism, surface area and weight.

Ann. New York Acad. Sci., 56, 1143-1164.

SCHOONHOVEN, L.M. (1967) (462).

Some cold receptors in larvae of three Lepidoptera species.

J. Ins. Physiol., 13, 821-826.

SCHUA, L. (1952) (108, 278).

Untersuchungen über den Einfluss meteorologischer Elemente auf das Verhalten der Honigbienen (Apis mellifica).

Z. vergl. Physiol., 34, 258-277.

SCHUETT, F. (1933) (198).

Studies in mass physiology: the effect of numbers upon the oxygen consumption of fishes.

Ecology, 14, 106-122.

SCHUETT, F. (1934) (199).

Studies in mass physiology: the activity of gold fishes under different conditions of aggregation.

Ecology, 15, 258-262.

SIMPSON, J. (1950) (374 , 387).

Humidity in the winter cluster of a colony of honeybees.

Bee World, 31, 41-44.

SIMPSON, J. (1954) (215, 223).

Effects of some anaesthetics on honeybees: nitrous oxide, carbon dioxide, ammonium nitrates smoker fumes.

Bee World, 35, 149-155.

SIMPSON, J. (1961) (264, 300, 405, 415).

Nest climate regulation in honeybee colonies.

Science, 133, 1327-1333.

SMITH, E. (1955) (Tabl. I).

A new apparatus for long term measurement of oxygen consumption in small mammals.

Proc. Soc. exper. Biol. Med., 89, 499-501.

SMITH, H.W. (1962) (Tabl. I).

An electrolytic respirometer with microliter sensitivity.

Labo. Pract., 11, 718-746.

SMITH, R.E. (1961) (452).

Thermogenic activity of hibernating gland in the cold-acclimated rat.

The Physiologist, 4, 113.

SMITH, R.E. (1964) (453).

Thermoregulatory and adaptive behavior of brown adipose tissue.

Science, 146, 1686-1689.

SMITH, R.E. et HOCK, R.J. (1963) (454).

Brown fat: thermogenic effector of arousal in hibernators.

Science, 140, 199-200.

SMITH, R.E. et HOIJER, D.J. (1962) (451).

Metabolism and cellular function in cold acclimation.

Physiol. Rev., 42, 60-142.

SOLLBERGER, A. (1965) (104).

Biological rhythm research.

1 vol., 461 pp., Elsevier Publishing Company édit., Amsterdam.

SOLLMANN, T. (1948) (87).

A Manual of Pharmacology and its Applications to Therapeutics and Toxicology.

1 vol., 1132 pp., Saunders édit., Philadelphie.

SOTAVALTA, O. (1954a) (161).

On the sugar consumption of honeybees in flight experiment.

Ann. Soc. Zool. Bot., 16, 1-27.

SOTAVALTA, O. (1954b) (411).

On the thoracic temperature of insects in flight (Contributions to the problem of insect flight. IV.).

Ann. Zool. Soc. "Vanamo", 16, 1-22.

STEINER, A. (1925) (239, 245).

Über den sozialen Wärmehaushalt der Waldameise (Formica rufa var. Rufopratensis For.).

Z. vergl. Physiol., 2, 23-56.

STEINER, A. (1929) (239, 246).

Temperaturuntersuchungen in Ameisennestern mit Erdkuppeln, im Nest von Formica exsecta nyl. und in Nestern unter Steinen.

Z. vergl. Physiol., 9, 1-65.

STEINER, A. (1930) (238).

Die Temperaturregulierung im Nest der Feldwespe (Polistes Gallica var. Biglumis L.).

Z. vergl. Physiol., 11, 461-502.

STUSSI, Th. (1956) (200, 202).

Comparaison à 15°C de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée et de l'abeille en groupe de 2 et de 10.

C. R. Acad. Sci., Série D, 263, 1608-1611.

STUSSI, Th. (1967a) (116, 118, 120, 277).

Ontogenèse du rythme nycthémeral de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée à 30°C.

2ème sujet de thèse pour le Doctorat d'Etat ès Sciences, Lyon.

STUSSI, Th. (1967b) (10, 202).

Variations nycthémerales de la consommation d'oxygène d'abeilles isolées et d'abeilles en groupe de 2 et de 10 placées à 15°C. in:

L'effet de groupe chez les animaux. Colloque international du C.N.R.S., No 173.

STUSSI, Th. (1968) (216, 444).

(à paraître).

STUSSI, Th. et HARMELIN, M.L. (1966a) (114, 284).

La dépense d'énergie en 24 heures de l'abeille en croissance: enregistrement de la consommation d'oxygène entre la fin du stade nymphal et la fin de la première semaine du stade imaginal.

C. R. Acad. Sci., Série D, 262, 1554-1557.

STUSSI, Th. et HARMELIN, M.L. (1966b) (115, 117, 119, 285).

Recherche sur l'ontogenèse du rythme circadien de la dépense d'énergie chez l'abeille.

C. R. Acad. Sci., Série D, 262, 2066-2069.

STUSSI, Th. et HARMELIN, M.L. (1966c) (170).

Evolution saisonnière de la thermogenèse de l'abeille. Etude de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée en été et en hiver à cinq températures différentes.

C. R. Soc. Biol., 150, 1503-1506.

STUSSI, Th. et HEUSNER, A. (1963a) (240).

Variation nycthémerale de la consommation d'oxygène chez quelques espèces d'insectes.

C. R. Soc. Biol., 157, 1509-1512.

STUSSI, Th. et HEUSNER, A. (1963b) (122, 390, 448).

Enregistrement simultané de l'activité musculaire et de la consommation d'oxygène de l'abeille isolée. Technique actographique.

C. R. Soc. Biol., 157, 2304-2307.

STUSSI, Th., HEUSNER, A., KAYSER, Ch., MARX, Ch.H. et HARMELIN, M.L. (1963) (464).

Relation entre le poids et la consommation d'oxygène. III. Etude interspécifique chez le poisson.

C. R. Soc. Biol., 157, 667-669.

SWABY, R.J. et PASSEY, B.I. (1953) (46).

A simple macrorespirometer for studies in soil microbiology.

Austr. J. Agric. Res., 4, 334-339.

TARANOV, G.F. et MICHAÏLOV, K.I. (1960) (299).

La concentration en CO₂ dans la grappe hivernale des abeilles.

Pchelovodstvo, 37, 5-10.

TAUCHERT, F. (1930) (135, 137, 147, 154, 158, 166).

Weitere Stoffwechseluntersuchungen an Insekten.

Z. Biol., 89, 541-546.

THAUER, R. (1967) (425).

Contribution à l'étude de récepteurs profonds, extracrâniens, du froid chez les homéothermes.

Arch. Sci. Physiol., 21, 205-214.

THUNBERG, T. (1905) (36).

Ein Mikrorespirometer. Ein neuer Respiurationsapparat um den respiratorischen Gasaustausch kleinerer Organe und Organismen zu bestimmen.

Skand. Arch. Physiol., 17, 74-85.

TUCKER, V.A. (1962) (436).

Diurnal torpidity in the California pocket mouse.

Science, 136, 380-381.

TUTTLE, L. et SATTERLY, T. (1925) (94).

The theory of measurements.

Longmans, Green and Company édit., London.

ULRICH, A. (1940) (42).

Measurement of the respiratory quotient of plant tissues in a constant gaseous environment.

Plant Physiology, 15, 527-536.

UMBREIT, W.W., BURRIS, R.H. et STAUFFER, J.F. (1964) (53).

Manometric techniques: a manual describing methods applicable to the study of tissue metabolism.

1 vol., 305 pp., Burgess Publishing Company édit.

VAGUE, J. et FENASSE, R. (1965) (459).

Comparative anatomy of adipose tissue, pp. 25-36 in:

Handbook of Physiology, Section 5: Adipose Tissue,

RENOLD A.E. et CAHILL G.F.jr. edit., 324 pp.,

American Physiological Society édit., Washington.

VANSELL, G.H. (1930) (361).

Bee hive temperature.

J. Econom. Entomol., 23, 413-421.

WAGER, H.G. et PORTER, F.A.E. (1961) (47).

An apparatus for automatic measurement of oxygen uptake by electrolytic replacement of oxygen consumed.

Biochem. J., 81, 614-618.

WEAST, R.C., SELBY, S.M. et HODGMANN, Ch.D. (1964) (378).

Handbook of Chemistry and Physics.

1 vol., published by the Chemical Rubber Company,
Cleveland.

WEDMORE, E.B. et DELLOW, H.A.N. (1953) (379).

Some problems of the winter cluster.

Bee Research Association, London

(cité par SIMPSON, J. (1961)).

WERTHESEN, N.T. (1937) (17, 22, 26, 27, 55, 33).

An apparatus for the measurement of the metabolic
rate of small animals.

J. biol. Chem., 119, 233-239.

WETZEL, K. (1927) (34).

Zur Physiologie der organischen Säueren in grünen
Pflanzen. IV. Zur Entstehung der Oxalsäure.

Planta, 4, 476-525.

WEYRAUCH, W. (1936) (236).

Das Verhalten sozialer Wespen bei Nestüberhitzung.

Z. vergl. Physiol., 23, 51-63.

WIDMARK, E.M.D. (1911) (38).

Über die Handhabung des Thunberg-Wintersteinschen
Mikrorespirometers nebst einigen damit ausführbaren
Versuchen für das physiologische Praktikum.

Skand. Arch. Physiol., 24, 321-338.

WILSON, E.O. (1967) (253).

The superorganism concept and beyond, in:

L'effet de groupe chez les animaux, Colloque Inter-
national du C.N.R.S., No 173.

WINTERINGHAM, F.P.W. (1959) (Tabl. I).

An electrolytic respirometer for insects.

Labor. Pract., 8, 372-375.

WINTERSTEIN, H. (1907) (37).

Über den Mechanismus der Gewebsatmung. Versuch an isolierten Froschrückenmark.

Z. allg. Physiol., 6, 315-392.

WOHLGEMUTH, R. (1957) (106, 291, 310, 329, 332, 338, 340).

Die Temperaturregulation des Bienenvolkes unter regeltheoretischen Gesichtspunkten.

Z. vergl. Physiol., 40, 119-161.

WOLBARSHT, M.L., MAC NICHOL, E.F.jr. et WAGNER, H.G. (1960) (69).

Glass insulated Platinum microelectrode.

Science, 132, 1309-1310.

WOOSTER, H.A. (1954) (350).

Nutritional data.

1 vol., 155 pp., Heinz édit., Pittsburgh.

ZANDER, E. (1921) (131, 132, 226, 234, 273).

Handbuch der Bienenkunde. IV. Das Leben der Biene. 2e édit.

1 vol., 195 pp., Ulmer édit., Stuttgart.

ZANDER, E. (1944) (129, 281, 282, 308, 313, 336, 347, 348, 349).

Handbuch der Bienenkunde. IV. Das Leben der Biene. 4e édit.

1 vol., 152 pp., Ulmer édit., Stuttgart.

TABLe DES MATIERES

INTRODUCTION.

1. PREMIERE PARTIE: TECHNIQUES.

1.1. ANALYSE CRITIQUE DES METHODES DE MESURE DE LA DPENSE ENERGETIQUE.

- 1.1.1. Méthodes de calorimétrie directe.
- 1.1.2. Méthodes de thermochimie alimentaire.
- 1.1.3. Méthodes de thermochimie respiratoire.

1.1.3.1. Principes des méthodes de thermochimie respiratoire.

1.1.3.1.1. Généralités.

1.1.3.1.2. Discussion.

- 1.1.3.1.2.1. Détermination de la valeur de k_1
- 1.1.3.1.2.2. Validité de la relation $Q = k_1 \cdot V_{O_2}$ dans le cas de l'abeille.

1.1.3.1.3. Conclusions.

1.1.3.2. Techniques de mesure de la consommation d'oxygène.

1.1.3.2.1. Introduction.

1.1.3.2.2. Principes fondamentaux des techniques de mesure automatique de la consommation d'oxygène en circuit fermé.

1.1.3.2.3. Modalités d'application des circuits fermés à la mesure automatique de la consommation d'oxygène.

1.1.3.2.4. Choix de la technique automatique pour mesurer la consommation d'oxygène de l'abeille

1.1.3.2.4.1. Position du problème.

1.1.3.2.4.2. Solutions adoptées.

1.1.3.2.4.2.1. Cas de l'abeille isolée.

1.1.3.2.4.2.2. Cas de groupes d'abeilles.

1.2. ETUDE DES APPAREILS COULOMETRIQUE ET SPIROMETRIQUE.

1.2.1. Appareil coulométrique

1.2.1.1. Principes.

- 1.2.1.1.1. Détection du volume d'oxygène disparu.
- 1.2.1.1.2. Remplacement et mesure du volume d'oxygène disparu.
- 1.2.1.2. Modalités d'application du principe coulométrique.
 - 1.2.1.2.1. Mesure non électrique de q.
 - 1.2.1.2.2. Mesure électrique de q.
- 1.2.1.3. Description de l'appareil coulométrique.
 - 1.2.1.3.1. Détection du volume d'oxygène disparu.
 - 1.2.1.3.1.1. Théorie de la détection.
 - 1.2.1.3.1.2. Description du manomètre et du thermobaromètre.
 - 1.2.1.3.1.3. Constante et limite de détection du respiromètre.
 - 1.2.1.3.1.4. Circuit électronique de la détection.
 - 1.2.1.3.2. Remplacement du volume d'oxygène disparu.
 - 1.2.1.3.2.1. La cellule à électrolyse.
 - 1.2.1.3.2.2. La source de courant continu stabilisé.
 - 1.2.1.3.3. Mesure automatique du volume d'oxygène disparu.
- 1.2.1.4. Fonctionnement de l'appareil coulométrique.
- 1.2.1.5. Calcul du volume d'oxygène consommé.
- 1.2.2. Appareil spirométrique.
 - 1.2.2.1. Principe.
 - 1.2.2.2. Description des éléments de l'appareil.
 - 1.2.2.3. Mesure automatique du volume d'oxygène disparu.
 - 1.2.2.4. Fonctionnement.

1.3. ETUDE DES APPAREILS PERMETTANT LA MESURE DE CONSOMMATIONS D'OXYGENE DE NIVEAUX TRES DIFFERENTS.

- 1.3.1. Appareil coulométrique à deux sensibilités.
 - 1.3.1.1. Principe.
 - 1.3.1.2. Dispositif électronique commandant le changement de sensibilité.
 - 1.3.1.2.1. Le circuit électronique de délai.
 - 1.3.1.2.2. Le circuit d'électrolyse.
 - 1.3.1.3. Fonctionnement.
 - 1.3.1.4. Suppression temporaire de la détection après la mesure.

- 1.3.1.4.1. Position du problème.
- 1.3.1.4.2. Fonctionnement du système de sécurité.
- 1.3.1.5. Calcul de la consommation d'oxygène.
- 1.3.1.6. Enregistrement de la consommation d'oxygène d'une abeille isolée.
- 1.3.2. Appareil coulometrique.
 - 1.3.2.1. Principe.
 - 1.3.2.2. Assemblage des différents éléments de l'appareil.
 - 1.3.2.3. Description et fonctionnement de l'appareil.
 - 1.3.2.3.1. Changement du système de mesure.
 - 1.3.2.3.2. Remise de l'appareil à l'état initial.
 - 1.3.2.3.2.1. Remise à l'état initial du système coulométrique.
 - 1.3.2.3.2.2. Remise à l'état initial du système spirométrique.
 - 1.3.2.3.2.2.1. Commande de la vanne V_3
 - 1.3.2.3.2.2.2. Remplissage du spiromètre.
 - 1.3.2.4. Calcul du volume d'oxygène consommé.
 - 1.3.2.5. Enregistrement de la consommation d'oxygène d'un groupe d'abeilles.

1.4. ETUDE CRITIQUE DE L'APPAREIL COULOMETRIQUE A DEUX SENSIBILITES.

- 1.4.1. Sources d'erreur de la détection gazométrique.
 - 1.4.1.1. Température.
 - 1.4.1.2. Pression atmosphérique.
 - 1.4.1.3. Electrolyse du liquide manométrique.
 - 1.4.1.4. Variation de la pression partielle d'oxygène de la chambre respiratoire.
 - 1.4.1.5. Oxydation de l'électrode de cuivre.
 - 1.4.1.6. Fidélité de la rupture du contact Pt_1 - Pt_2
- 1.4.2. Sources d'erreur de la mesure coulométrique.
 - 1.4.2.1. Position du problème.
 - 1.4.2.2. Etalonnage de l'appareil.
 - 1.4.2.2.1. Mesure volumétrique de la quantité de gaz produit par électrolyse.
 - 1.4.2.2.1.1. Description du dispositif de mesure.
 - 1.4.2.2.1.2. Conduite de la mesure.

1.4.2.2.2. Mesure de la quantité d'électricité.

1.4.2.2.3. Précision des mesures.

1.4.2.2.3.1. Erreur sur la mesure volumétrique.

1.4.2.2.3.2. Erreur sur la mesure de q .

1.4.2.2.3.2.1. Intensité du courant d'électrolyse.

1.4.2.2.3.2.2. Durée de passage du courant d'électrolyse.

1.4.2.2.4. Résultats.

1.4.2.2.5. Discussion.

1.4.2.2.6. Erreur sur l'enregistrement automatique du temps.

1.4.2.2.6.1. Erreur relative sur la durée du premier temps de production d'oxygène.

1.4.2.2.6.2. Erreur relative sur la durée du deuxième temps de production d'oxygène.

1.4.3. Reproductibilité des mesures.

1.5. ETUDE CRITIQUE DE L'APPAREIL COULOSPIROMETRIQUE.

1.5.1. Température.

1.5.2. Pression atmosphérique.

1.5.3. Erreur de lecture de l'enregistrement spirométrique.

1.5.4. Erreur sur la durée t_1 max.

1.5.5. Limite de la détection.

1.6. CHOIX DES CONDITIONS EXPERIMENTALES.

1.6.1. Conditions dans lesquelles l'animal a vécu avant l'expérience.

1.6.2. Conditions auxquelles l'animal est soumis pendant la mise en expérience.

1.6.2.1. Prélèvement.

1.6.2.2. Période d'équilibration thermique.

1.6.3. Conditions expérimentales proprement dites.

1.6.3.1. Description des chambres respiratoires.

1.6.3.1.1. Chambre respiratoire pour une abeille.

1.6.3.1.2. Chambre respiratoire pour 10 abeilles.

1.6.3.1.3. Chambre respiratoire pour 2 abeilles.

1.6.3.2. Conditions physiques régnant dans la chambre respiratoire.

1.6.3.2.1. Température.

1.6.3.2.2. Degré hygrométrique.

- 1.6.3.2.3. Pression partielle de gaz carbonique ($p\text{CO}_2$).
- 1.6.3.2.4. Pression partielle d'oxygène ($p\text{O}_2$).
- 1.6.3.2.5. Nourriture et eau.
- 1.6.3.2.6. Présence de cire d'abeilles.
- 1.6.3.2.7. Conditions d'éclairement et de vibrations.
- 1.6.3.2.8. Nombre d'expériences par modalité expérimentale.
- 1.6.4. Examen des abeilles après l'expérience.
- 1.6.5. Horaire des expériences.
- 1.6.6. Modalités expérimentales.

2. DEUXIEME PARTIE: RESULTATS EXPERIMENTAUX.

2.1. INTRODUCTION.

2.2. METHODE D'ANALYSE DE LA VARIATION NYCTHEMERALE DE LA CONSOMMATION D'OXYGENE DE L'ABEILLE.

- 2.2.1. Transformation de l'enregistrement original.
- 2.2.2. Détermination des limites temporelles des phases.
- 2.2.3. Nomenclature des phases.
- 2.2.4. Paramètres étudiés.
 - 2.2.4.1. Paramètres des phases.
 - 2.2.4.2. Paramètres du cycle nycthémeral.
 - 2.2.4.2.1. Amplitude.
 - 2.2.4.2.2. Durée.

2.3. RESULTATS OBTENUS SUR L'ABEILLE BUTINEUSE ISOLEE.

- 2.3.1. Généralités.
- 2.3.2. Aspect temporel du rythme nycthémeral de la consommation d'oxygène.
 - 2.3.2.1. Situation des phases dans le temps.
 - 2.3.2.2. Durée du cycle nycthémeral.
 - 2.3.2.3. Durée des phases.
- 2.3.3. Aspect énergétique du rythme nycthémeral.
 - 2.3.3.1. Etude des phases diurnes.
 - 2.3.3.2. Etude des phases nocturnes.
 - 2.3.3.2.1. Remarques générales.
 - 2.3.3.2.2. Enregistrement simultané de la consommation d'oxygène et de l'activité musculaire de l'abeille isolée.

2.3.3.2.3. Distinction entre les valeurs faibles (à repos) et les valeurs élevées (activité) de la consommation d'oxygène nocturne de l'abeille.

2.3.3.3. Etude des phases intermédiaires.

2.3.4. Discussion.

2.3.4.1. Remarques générales au sujet de la dynamique des variations de la consommation d'oxygène de l'abeille butineuse isolée, placée à différentes températures.

2.3.4.2. Comparaison de nos valeurs à nos résultats antérieurs.

2.3.4.3. Comparaison de nos valeurs à celles de la littérature.

2.3.4.3.1. Position du problème.

2.3.4.3.2. Résultats des comparaisons.

2.4. RESULTATS OBTENUS SUR L'ABEILLE ISOLEE D'HIVER.

2.4.1. Généralités.

2.4.2. Aspect temporel du rythme nycthéméral.

2.4.2.1. Situation des phases dans le temps.

2.4.2.2. Durée du cycle nycthéméral.

2.4.2.3. Durée des phases.

2.4.3. Aspect énergétique du rythme nycthéméral.

2.4.3.1. Etude des phases diurnes.

2.4.3.2. Etude des phases nocturnes.

2.4.4. Discussion.

2.4.4.1. Comparaison du niveau moyen du métabolisme énergétique de l'abeille d'hiver et de l'abeille butineuse.

2.4.4.2. Influence du poids sur la consommation d'oxygène.

2.5. EFFET DU GROUPEMENT DES ABEILLES SUR LEUR CONSOMMATION D'OXYGENE.

2.5.1. Introduction.

2.5.2. Conditions expérimentales.

2.5.3. Résultats expérimentaux.

2.5.3.1. Etude qualitative.

2.5.3.2. Etude quantitative.

2.5.3.2.1. Action sur le niveau moyen.

2.5.3.2.2. Action sur l'amplitude et la phase.

2.5.4. Discussion.

2.5.4.1. Nos résultats expérimentaux.

2.5.4.2. Comparaison de nos valeurs à celles de la littérature.

2.5.4.2.1. Consommation d'oxygène au cours de toute l'expérience.

2.5.4.2.2. Consommation d'oxygène au cours des différentes phases du rythme nycthéral.

2.5.4.2.2.1. Comparaison de nos valeurs, mesurées à 15°C sur des groupes, à celles de la littérature.

2.5.4.2.2.2. Influence de la pO_2 sur la consommation d'oxygène.

2.5.4.2.2.3. Comparaison de nos valeurs, mesurées sur l'abeille isolée, aux valeurs de la littérature, mesurées sur des groupes (températures différentes de 15°C).

2.5.5. Conclusion.

2.6. RESULTATS OBTENUS SUR D'AUTRES HYMENOPTERES SOCIAUX.

2.6.1. Résultats obtenus sur les guêpes ouvrières.

2.6.2. Résultats obtenus sur les frelons, les bourdons et le Xylocope.

3. TROISIEME PARTIE: DISCUSSION GENERALE.

3.1. POSITION DU PROBLEME.

3.2. ETUDE QUANTITATIVE DE LA THERMOREGULATION DE LA RUCHE.

3.2.1. Introduction.

3.2.2. Estimation de la puissance de chauffe d'une ruche en été.

3.2.2.1. Détermination de la puissance de chauffe à l'aide d'une ruche vide.

3.2.2.2. Détermination de l'effectif d'une colonie d'abeilles, dont la puissance de chauffe est de 72 Watts.

3.2.2.3. Conclusion.

- 3.2.3. Renouvellement de l'air de la ruche.
- 3.2.4. Mécanismes de lutte contre l'échauffement de la ruche.
 - 3.2.4.1. Déperdition passive de chaleur.
 - 3.2.4.2. Evacuation active de chaleur.
- 3.2.5. Mécanismes de lutte contre le refroidissement de la ruche.
 - 3.2.5.1. Cas de la ruche en été.
 - 3.2.5.2. Cas de la ruche en hiver.
 - 3.2.5.2.1. Position du problème.
 - 3.2.5.2.2. Besoins énergétiques de la grappe en hiver.
 - 3.2.5.2.3. Température de la grappe en hiver.
 - 3.2.5.2.4. Comparaison de nos valeurs à celles de la littérature (abeille en hiver).
 - 3.2.5.2.4.1. Comparaison de la consommation d'oxygène moyenne (45 heures d'expérience) de l'abeille isolée d'hiver, placée à différentes températures, aux valeurs de la littérature.
 - 3.2.5.2.4.2. Comparaison de la consommation d'oxygène minimum de l'abeille isolée d'hiver, placée à différentes températures, aux valeurs de la littérature.
 - 3.2.5.2.4.3. Estimation théorique de la consommation d'oxygène moyenne d'une abeille de la grappe hivernale.
 - 3.2.5.2.4.4. Conclusions partielles et comparaison de la consommation d'oxygène minimum de l'abeille aux différentes températures en hiver et en été.
 - 3.2.5.2.4.5. Comparaison de la réduction de l'intensité métabolique de l'abeille en hiver à celle observée chez les hibernants en sommeil.
 - 3.2.5.2.4.6. Comparaison, à même température, de l'intensité métabolique de l'abeille d'hiver à celle des hibernants.
 - 3.2.5.2.5. Problème de la régulation de la température de la grappe d'abeille en hiver.
 - 3.2.5.2.6. Relation entre durée de vie des abeilles et température moyenne à laquelle elles sont soumises en été et en hiver.

3.3. SITUATION DU METABOLISME ENERGETIQUE DE L'ABEILLE DANS LA SERIE ANIMALE.

3.3.1. Réaction de thermogenèse au froid de l'abeille isolée.

3.3.1.1. Estimation de la température interne de l'abeille aux différentes températures ambiantes.

3.3.1.2. Thermorégulation chez les reptiles.

3.3.1.3. Thermorégulation chez certains mammifères hétérothermes.

3.3.1.4. Mécanismes de la thermogenèse de l'abeille.

3.3.2. Intensité métabolique de l'abeille.

3.3.2.1. Comparaison, à même température, de l'intensité métabolique de l'abeille à celle des poikilothermes.

3.3.2.2. Comparaison, à même température, de l'intensité métabolique de l'abeille à celle des homéothermes.

3.3.3. Température interne élevée des abeilles.

3.4. CONCLUSION.

CONCLUSIONS GENERALES.

TABLEAUX DE CHIFFRES.

FIGURES.

BIBLIOGRAPHIE.

DEUXIEME THESE

Propositions données par la Faculté:

ONTOGENESE DU RYTHME NYCTHEMERAL DE LA CONSOMMATION

D'OXYGENE DE L'ABEILLE ISOLEE, PLACEE A 30°C.

Vu:

Les Membres du Jury,

J. CHANEL

G. PERES

J. CHATONNET

Ch. KAYSER

Vu et approuvé:

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

J. BRACONNIER

Vu et accordé le permis d'imprimer:

Lyon, le 6 DEC 1967

Le Recteur,

Président du Conseil de l'Université

P. LOUIS

